ANATOMÍA DE LA EPIDERMIS FOLIAR EN LAS ESPECIES MEXICANAS DEL GÉNERO *MUHLENBERGIA* (POACEAE)

Octavio Rosales Carrillo

Centro Básico
Universidad Autónoma de Aguascalientes
Av. Universidad s.n. Aguascalientes
Ags. C.P. 20100, MÉXICO
orosales@correo.uaa.mx

Yolanda Herrera Arrieta

Instituto Politécnico Nacional
CIIDIR Unidad Durango-COFAA
Sigma 119, Fracc. 20 de Noviembre II
Durango, Dgo., MÉXICO, 34220
yherrera@ipn.mx

RESUMEN

Se llevó a cabo un estudio comparativo de la anatomía de la epidermis abaxial en láminas foliares de 113 especies de *Muhlenbergia* de las 120 estimadas que habitan en México. Se identificaron 21 caracteres cruciales y fueron sometidos a un análisis de similitudes del que resultaron tres grupos principales, donde se observó la formación de subgrupos similares a los propuestos por otros autores con base en caracteres morfológicos. Con base en la similitud de especies, se infiere que posiblemente los caracteres morfológicos del género evolucionaron en forma paralela a los epidérmicos, este paralelismo no se observa con los caracteres anatómicos de sección transversal de lamina foliar, dado que no existe concordancia con la división del género en los subgéneros *Muhlenbergia y Trichochloa*, realizada con base en anatomía de sección transversal de laminas en la mayoría de las especies del género *Muhlenbergia*. El perfil de caracteres anatómicos de epidermis abaxial no parecen ser únicos para cada especie, siéndo significativos para la separación de grupos de especies. Se presentan microfotografías y se describen los caracteres epidérmicos en la superficie abaxial que caracterizan al género y a grupos con especies similares.

Palabras Clave: Anatomía de epidermis, *Muhlenbergia*, Poaceae, México

ABSTRACT

A leaf epidermal survey on the abaxial surface was conducted to gather critical data for interpreting relationships among 113 species of *Muhlenbergia* from Mexico. Phenetic analyses using 21 crucial characters, support recognition of three major species groups. These three major species groups are concordant with previously reported groups based on morphological characters, while some are not concordant with the proposed subgenera: *Muhlenbergia* and *Trichochloa*, based on leaf anatomical characters of transversal sections. A profile of epidermal characters seems not to be unique for each species, but more characteristic for groups. Descriptions and photographs of the main characters are given for the genus and groups of similar species.

Key Words: Epidermal anatomy, *Muhlenbergia*, Poaceae, Mexico

INTRODUCTION

Las especies del género *Muhlenbergia* Schreb. (Chloridoideae, Eragrostoideae) se localizan desde cerca del nivel del mar hasta los límites alpinos, se distribuyen en regiones áridas y semiáridas del Nuevo Mundo desde el sur de Estados Unidos de América hasta Argentina; siete especies se encuentran en Asia. La mayoría de las especies (147 aprox.) se distribuyen en el sur de Norteamérica, por esta razón, el sur de Estados Unidos y México, se consideran como su posible centro de origen (Peterson y Herrera 2001).

El género *Muhlenbergia* comprende aproximadamente 160 especies en el Mundo, en México cuenta con cerca de 120 especies. Forma parte de los ecosistemas templados y secos con vegetación primaria de pastizales, matorrales xerófilos y bosques de encino y pino (Peterson y Herrera 2001). Es uno de los géneros de gramíneas con mayor importancia económica para México por su alto valor forrajero, amplia distribución y adaptabilidad. Las principales contribuciones al conocimiento sistemático parcial del género son los estudios realizados por: Soderstom (1967), Morden y Hatch (1987), Peterson y Annable (1991), Herrera y Grant (1994), Herrera (1998), Peterson (2000), Peterson y Herrera (2001) y Herrera y Peterson (2006).

El género *Muhlenbergia* se caracteriza por presentar especies anuales o perennes; las especies perennes son cespitosas, rizomatosas, o a veces decumbentes y enraizadas en los nudos inferiores (Herrera y Peterson

2006). Hitchcock (1951), en sus estudios florísticos de las especies americanas, define que estos caracteres morfológicos son de gran ayuda para dividir al género en grandes grupos y de esa manera hacerlo más manejable, separando *Muhlenbergia* en cuatro grandes grupos morfológicos: 1) Las especies anuales, pequeñas y frágiles; 2) Las especies perennes rizomatosas; 3) Las especies perennes no rizomatosas, robustas, mayores de 1.5 m de alto y 4) Las especies perennes no rizomatosas, no robustas, menores de 1 m de alto.

Peterson y Herrera (2001) en un estudio de anatomía foliar en sección transversal de las casi 160 especies conocidas en el Mundo del género *Muhlenbergia*, concluyen que el género es divisible en cuatro grupos anatómicos mayores correspondientes a dos subgéneros (*Muhlenbergia y Trichochloa*) y dos secciones (*Epicampes* y *Podosemum*) en el subgénero *Trichochloa*, y proponen el reconocimiento de estas entidades subgenéricas.

Estudios anatómicos de la epidermis abaxial de laminas han aportado información de calidad para la clasificación de las gramíneas en diferentes niveles como son: Metcalfe 1960; Renvoize 1981, Stieber 1982; Morden y Hatch 1987; Peterson y col. 1989; Gómez y Koch 1998; Vieria y col. 2002; Gómez y Téllez 2008. Por esta razón se estudiaron las especies mexicanas del género *Muhlenbergia* para determinar si los caracteres de la epidermis abaxial de lámina son consistentes en la delimitación de especies, así como para obtener caracteres "diagnóstico" que permitieran inferir sus relaciones de similitud.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras biológicas de las especies de *Muhlenbergia* (ver Apéndice) provienen principalmente de ejemplares depositados en los herbarios CIIDIR y UAA. Otras muestras proceden de los herbarios: ENCB, GUADA, IBUG, INEGI, MEXU, SLPM, TAES y US.

Para obtener fragmentos de epidermis abaxial, se utilizó la técnica de raspado directo, sobre la superficie adaxial en la porción media de láminas foliares bien desarrolladas, observando a través del microscopio estereoscópico. Los fragmentos se colocaron en una solución acuosa de detergente comercial y se llevaron a temperatura de ebullición durante 30 minutos para hidratar y ablandar los tejidos, en seguida se procedió a raspar la superficie adaxial, con navaja bisturí, para eliminar tejidos y obtener la epidermis abaxial limpia. Las muestras de epidermis se tiñeron con safranina y se eliminó el exceso de agua pasando los cortes por una solución acuosa de alcohol a diferentes concentraciones (30%, 50%, 70% 95% y 100%). Las muestras se montaron en resina.

Las observaciones anatómicas se hicieron con un microscopio de luz con objetivo de 10× y 40× y ocular de 10× de aumento, las microfotografías se tomaron con una cámara digital Canon Powershot S45 adaptada a un microscopio Leica DMD. Las descripciones de la epidermis abaxial se hicieron siguiendo la terminología propuesta por Ellis (1979).

El número de ejemplares analizados por especie fue variable (1 a 7, ver Apéndice), dependiendo de la abundancia o rareza y disponibilidad de cada especie. Así, de las especies menos comunes solo fué posible obtener una población para el presente análisis. En el caso de especies con distribución amplia se escogieron ejemplares de localidades distantes. La información de epidermis generada para cada especie se sometió a un análisis de similitudes. En el análisis cada especie (Apéndice), se consideró como una unidad taxonómica operacional (UTO) y se registraron 21 caracteres anatómicos de epidermis (Cuadro 1). Se aplicó el Índice de Euclidean (adecuado para el tipo de caracteres) con el fin de generar la matriz de similitudes a partir de la cual se construyó el árbol de similitudes o dendrograma mediante la utilización de UPGMA (unweighted pair group mathematical average clustering analysis).

RESULTADOS

Los resultados se interpretaron en dos formas: 1) la descripción general que se generó combinando los caracteres de todas las especies de *Muhlenbergia* incluidas en este estudio y 2) resultados de un análisis de similitudes.

Cuadro 1. Lista de caracteres y estados de carácter anatómicos en el análisis de conglomerados.

Carácter	Estados	Codificación
1. Diferenciación de zonas	Zonas costales e intercostales bien definidas	1
	Zonas costales e intercostales no definidas	2
2. Pared anticlinal de las células largas intercostales	Sinuosa	1
	Lisa	2
	Ondulada	3
3. Forma de las sinuosidades	Forma de U	1
	Forma de V	2
	Forma de	3
4. Hileras de estomas	Una hilera definida	1
	Dos hileras definidas	2
	Una hilera definida y algunos estomas dispersos	3
	Mas de dos hileras	4
5. Células cortas intercostales	Presentes	1
	Ausentes	0
6. Micropelos cantidad por campo	De 1 a 5	1
	De 6 a 10	2
	Más de 10	3
7. Micropelos (longitud total)	Hasta 9	1
	De 10 a 20	2
	Más de 20	3
8. Longitud célula basal micropelo	Menos de 5	1
	De 5 a 10	2
	Más de 10	3
9. Longitud célula apical micropelo	Hasta 12	1
	De 13 a 40	2
10. Papilas	Presentes	1
	Ausentes	0
11. Distribución de las papilas	Presentes en todas las células largas intercostales	1
	Presentes en las células ineterestomáticas	2
12. Arreglo de las papilas	Una papila por célula	1
	Más de una papila por célula	2
13. Papilas cubriendo al estoma	Una papila cubriendo en parte o en su totalidad al estoma	1
	Más de una papila rodeando al estoma	2
14. Forma de las papilas	Convexas e infladas	1
	Pequeñas y cóncavas	2
	Alargadas, distalmente engrosadas	3
15. Aguijones	ausentes	0
	presentes	1
16. Distribución de aguijones	En zonas intercostal	1
	En zonas costal	2
	En ambas zonas	3
17. Tamaño de la base del aguijón con respecto a la barba	Base más corta que la barba	1
	Base más larga que la barba	2
18. Forma de la barba en relación a la base	Barba desarrollada desde la base hasta el ápice altamente elevado	1
	Barba no desarrollada desde la base hasta el ápice, base cónica no elevada	2
19. Longitud de la barba en relación a la longitud de la base	Longitud de la barba más corta que la longitud de la base	1
	Longitud de la barba mucho más larga que la longitud de la base	2
20. Descripción de los cuerpos de sílice	Equidimensional, en forma de silla de montar, constreñidos en la porción central	1
	Equidimensional, en forma de silla de montar, redondeados, formando una doble equis	2
21. Macropelos	Presentes	1
	Ausentes	0

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA EPIDERMIS ABAXIAL
EN LÁMINAS FOLIARES DE *MUHLENBERGIA* DE MÉXICO

Zonas Costal e intercostal.—(Fig. 1). La epidermis en vista de superficie, esta dividida en zonas o bandas conspicuas (Vieira y col. 2002). En las especies mexicanas del género *Muhlenbergia*, 103 especies presentan las zonas bien definidas, mientras que en las 10 restantes no es posible diferenciar estas dos zonas.

Células largas intercostales.—(Fig. 2). En las especies de *Muhlenbergia* las células largas intercostales presentan paredes anticlinales de tres tipos: Grupo I) 85 especies exhiben paredes sinuosas, 39 de ellas en forma de U, otras 36 en forma de V y las 11 especies restantes en forma de. Grupo II) 12 especies con paredes lisas y Grupo III) 16 especies con paredes onduladas (Ellis 1979).

Estomas.—En todas las especies examinadas se observaron aparatos estomáticos subdiscoidales. Las células subsidiarias son redondeadas (en forma de domo), en una, dos o más hileras longitudinales a lo largo de la zona intercostal.

Papilas.—(Fig. 3). La superficie externa de las células epidérmicas son aplanadas o convexas o presentan abultamientos o salientes conocidos como papilas. Estas salientes de la pared externa pueden ser muy diferentes, desde las simples cónicas a estructuras más largas, localizadas en el centro o en la parte distal de las células intercostales largas, de acuerdo con Ellis (1979), las especies de *Muhlenbergia* presentan formas convexas e infladas, pequeñas y hundidas, alargadas distalmente engrosadas.

Tricomas.—Las especies de *Muhlenbergia*, en su epidermis abaxial muestran dos tipos de tricomas: Micropelos y Aguijones.

Micropelos.—(Fig. 4). Los micropelos consisten de dos células con paredes delgadas, una célula basal y una distal. Las células del micropelo en conjunto pueden ser más largas o pueden ser más cortas que el complejo estomático. En el presente estudio la mayoría de las especies presentan micropelos con una longitud total de hasta 20. Se distinguieron 2 tipos característicos: i) célula distal inflada, de 1/3 ó 2/3 del largo del micropelo, sin célula apical (Figs. 5a y 5b); ii) célula distal delgada (no inflada), 1/3 ó 2/3 del largo del micropelo, con una célula apical corta (1/10 del largo del micropelo) o carente de ella. Pocas especies poseen micropelos con una longitud total mayor a 20, su forma característica es ser micropelos delgados y alargados con la célula apical más corta que la distal, (Figs. 5c y 5d).

Aguijones.—(Fig. 5). Los aguijones son fitolitos unicelulares, que se distinguen por su base dilatada y el ápice afilado, se observan en la zona costal, en la zona intercostal, en ambas zonas o pueden estar ausentes. De las especies estudiadas 56 tienen aguijones en la zona costal, 4 en la zona intercostal, 13 en ambas zonas y 40 no presentan aguijones.

Células Cortas.—(Fig. 6). Las células cortas se dividen en células de sílice cuando el interior de la célula esta ocupado por SiO_2 que se solidifica en formas variadas, y son llamados cuerpos de sílice. El otro tipo de células cortas son denominadas células de corcho o súber, cuyas membranas están suberificadas y a menudo tienen material orgánico sólido. La mayoría de las especies mexicanas del género *Muhlenbergia* (96 especies) contienen cuerpos de sílice del tipo de silla de montar formando una doble equis, y las 17 restantes con cuerpos de sílice en forma de silla de montar constreñidos en la parte media con los extremos redondeados o irregulares (Figs. 6a y 6b). Los cuerpos de sílice se localizan en las zonas costales. El otro tipo de celdas son las células de corcho que se encuentran tanto en la zona costal como en la intercostal, sin embargo en las especies estudiadas son raras en las zonas intercostales y comunes en la zona costal (Fig. 6d). Las células cortas se agrupan en hileras longitudinales ya sea en pares o solitarias, (Figs. 6c y 6d) entre células largas consecutivas.

Macropelos.—(Fig. 7). Los macropelos generalmente se disponen en la zona intercostal de la epidermis. Solo en 18 de las especies estudiadas se observaron macropelos. Éstos son de diferentes tamaños desde pequeños con un ápice punzante hasta largos y suaves al tacto como los que muestra *M. pubescens*.

La epidermis de las láminas foliares, en vista de la superficie abaxial, esta dividida en zonas o bandas conspicuas. En general es posible distinguir dos zonas principales la zona costal y la zona intercostal. La mayoría de las especies mexicanas de *Muhlenbergia* presentan esta organización, sin embargo, especies tales

como, *M. alamosae, M. capillipes, M. densiflora, M. dubia, M. firma, M. glabrata, M. gypsophila, M. laxiflora, M. macroura* y *M. nigra* no presentan diferenciación de dichas zonas. En estos casos, la descripción de caracteres epidérmicos se lleva a cabo localizando sus estomas y micropelos que son típicos de la zona intercostal.

ANÁLISIS FENÉTICO

En las especies analizadas (Cuadro 1) se determinaron 21 caracteres epidérmicos de calidad taxonómica (diagnóstico). Dichos caracteres fueron utilizados para hacer una matriz (Cuadro 2) la cual se sometió a un análisis de similitudes. El dendrograma resultante (Fig. 14) reveló la existencia de tres grupos principales definidos por: la presencia/ ausencia de aguijones, la presencia/ ausencia de papilas, además de *M. breviseta* y *M. hintonii* en una posición externa a ellos. El grupo I incluyó 47 especies que muestran aguijones y carecen de papilas, en el grupo II se agruparon 27 especies que muestran tanto aguijones como papilas, y en el grupo III se concentran 37 especies sin papilas ni aguijones. Las 2 especies externas (*M. breviseta* y *M. hintonii*) comparten con el grupo 3 la carencia de papilas y de aguijones.

Las especies del grupo I (Fig. 14) incluyen aquellas que tienen bien definidas las zonas costales e intercostales, aguijones principalmente en la zona costal y ausencia de papilas; se redefinen en subgrupos: el subgrupo IA se define por la presencia de una sola hilera de estomas en la zona intercostal (Fig. 8), mientras que el subgrupo IB lo conforman las especies que presentan dos o mas hileras de estomas por zona intercostal (Fig. 9).

El grupo II (Fig. 14) esta integrado por especies que tienen papilas, aguijones, zonas costales e intercostales bien definidas, estomas en una, dos o más hileras, mientras que son del grupo de plantas perennes, no robustas. También se forman claramente dos subgrupos: el subgrupo IIA contiene 10 especies que disponen de papilas y aguijones y la mayoría no presenta sinuosidades en las paredes anticlinales de las células largas intercostales (Fig. 10). El subgrupo IIB contiene 16 especies que disponen de papilas y aguijones y además muestran sinuosidades en forma de U o de V en las paredes anticlinales del las células largas intercostales (Fig. 11).

El grupo III que se define por carecer de aguijones y de papilas, se divide en dos subgrupos: IIIA con la mayoría de las especies anuales (Fig. 12), y IIIB con la mayoría de las especies perennes de vida corta (Fig. 13). Las especies que son externas a los grupos en el dendrograma, se asocian más con el tercer grupo por compartir con este la carencia de aguijones y papilas.

DISCUSIÓN

En el grupo I (Fig. 14) se concentran especies perennes, la mayoría de ellas robustas, con algunas intrusiones de especies no robustas, compartiendo los caracteres de epidermis abaxial anotados.

En el grupo II (Fig. 14) dominan especies perennes no robustas y rizomatosas por igual. Es interesante observar que en el subgrupo IIB comprende ocho de las 13 especies del complejo *Muhlenbergia montana* incluidas en este estudio (*M. cualensis, M. eriophylla, M. jonesii, M. michisensis, M. virescens, M. quadridentata, M. montana y M. watsoniana*), reconocido por Herrera y Grant (1994), con base en caracteres morfológicos, anatómicos foliares de sección transversal y del contenido de flavonoides. Como se observa en el dendrograma (Fig. 14), estas especies son también similares con base en anatomía de epidermis abaxial.

El grupo III esta constituido a su vez por dos subgrupos: el subgrupo IIIA formado por especies que no presentan papilas ni aguijones (Fig. 14); especies la mayoría de hábitos anuales. Mientras que en el subgrupo IIIB con presencia de papilas y ausencia de aguijones, se encuentran en mezcladas especies perennes rizomatosas, estoloníferas decumbentes y anuales en proporciones similares.

Las observaciones anteriores muestran la concordancia que presentan las especies de *Muhlenbergia* en sus caracteres morfológicos vegetativos y epidérmicos en vista de superficie abaxial. Así, encontramos que especies cercanas morfológicamente como *M. texana* y *M. eludens* (por caracteres de lema y cariopside), anatómicamente también son similares (misma rama en Fig. 14). Sin embargo, el caso contrario también sucede, donde especies como *M. rigens* y *M. aguascalientensis* morfológicamente son muy disimiles, mientras que por su epidermis, presentan caracteres similares que las coloca mas cerca entre sí que con otras especies.

Cuadro 2. Matriz básica de datos.

	E. Carácter																				
UTOs	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**
M. aguascalientensis	1	1	2	1	1	1	2	3	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. alamosae	2	2	2	1	0	1	2	3	1	1	1	0	2	1	3	2	2	1	1	2	0
M. annua	1	1	3	2	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. appressa	1	3	0	1	1	2	1	2	1	0	0	0	0	0	2	1	2	2	1	2	0
M. arenacea	1	1	2	4	1	1	2	2	2	1	1	1	0	3	0	0	0	0	0	2	0
M. arenicola	1	2	0	2	0	1	2	2	1	1	1	2	2	3	0	0	0	0	0	2	1
M. argentea	1	1	2	2	0	1	2	3	2	1	1	1	0	1	1	2	2	2	1	2	0
M. arizonica	1	3	0	4	0	2	2	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0
M. arsenei	1	2	0	2	0	1	2	2	1	1	1	2	2	3	0	0	0	0	0	2	1
M. articulata	1	1	2	2	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. asperifolia	1	1	2	2	1	1	2	2	2	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	2	0
M. brandegei	2	2	0	1	0	1	2	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	1
M. brevifolia	1	1	1	2	1	1	2	1	2	1	2	1	0	3	1	2	1	1	2	2	0
M. breviligula	1	3	0	4	0	1	2	3	1	0	0	0	0	0	1	2	2	1	1	2	0
M. brevis	1	1	3	2	0	1	2	2	2	1	2	1	1	3	1	2	2	2	1	2	1
M. breviseta	1	1	2	4	0	2	1	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. brevivaginata	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2	2	1	2	2	1
M. capillaris	1	1	2	1	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. capillipes	1	1	3	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1
M. ciliata	1	1	3	1	1	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
M. confusa	1	1	3	2	0	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
M. crispiseta	1	3	0	2	0	1	2	3	2	1	1	1	3	0	0	0	0	0	0	2	0
M. cualensis	1	1	2	2	0	1	1	1	1	1	1	2	2	3	1	2	2	2	2	2	0
M. curvula	1	1	2	2	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	2	2	1	2	0
M. densiflora	2	1	2	1	0	1	2	3	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. depauperata	1	1	2	4	1	2	1	1	2	1	1	1	0	3	0	0	0	0	0	2	1
M. distans	1	1	2	4	0	3	2	3	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. distichophylla	1	3	0	4	0	1	2	3	2	0	0	0	0	0	1	3	2	2	1	2	0
M. diversiglumis	1	3	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
M. dubia	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	2	2	2	0
M. dumosa	1	2	0	2	0	2	1	2	1	1	1	2	2	3	1	3	2	1	2	2	0
M. durangensis	1	1	1	2	0	2	1	2	1	0	0	0	0	0	1	3	2	2	1	2	0
M. elata	1	1	1	4	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. elongata	1	1	1	2	0	2	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	1	1	2	0
M. eludens	1	1	1	2	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1
M. emersleyi	1	1	1	4	0	3	2	3	1	0	0	0	0	0	1	2	2	1	1	2	0
M. eriophylla	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	2	2	3	1	2	2	2	1	2	0
M. firma	2	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	2	1	2	0
M. flavida	1	1	2	1	1	2	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
M. flaviseta	1	2	0	2	0	3	2	2	1	1	1	1	2	3	0	0	0	0	0	2	0
M. fragilis	1	1	1	3	1	2	3	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. gigantea	1	1	1	4	0	1	3	2	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. glabrata	2	1	2	0	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	3	2	2	1	2	0
M. glauca	1	1	2	2	0	2	2	3	1	1	2	1	1	3	1	2	2	1	2	2	0
M. gooddingii	1	1	2	4	0	2	2	3	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. grandis	1	1	2	4	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	1
M. gypsophila	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	1	2	2	1
M. hintonii	1	3	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. implicata	1	1	3	2	0	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. iridifolia	1	2	0	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. jaliscana	1	3	0	4	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	3	2	2	2	2	0
M. jonesii	1	1	1	2	0	1	2	2	1	1	1	1	2	3	1	2	2	2	1	2	0

Cuadro 2. (continued)

UTOs	E. Carácter 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
M. laxa	1	3	0	2	0	3	2	2	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0
M. laxiflora	2	1	1	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	3	2	2	2	2	0
M. lindheimeri	1	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. longiglumis	1	1	1	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. longiligula	1	1	1	4	0	2	1	1	3	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. lucida	1	1	1	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. macrotis	1	1	2	4	0	1	2	3	1	0	0	0	0	0	1	3	2	1	1	2	0
M. macroura	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. majalcensis	1	2	0	4	0	1	2	3	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0
M. michisensis	1	1	1	2	0	1	2	2	1	1	1	1	2	3	1	2	2	2	1	2	0
M. microsperma	1	2	0	2	0	2	2	3	2	1	1	1	0	2	1	2	1	1	2	2	0
M. minutissima	1	1	3	2	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
M. montana	1	1	1	2	0	2	1	2	1	1	1	1	2	3	1	2	1	1	2	2	0
M. monticola	1	2	0	2	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. mucronata	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. nigra	2	1	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3	2	2	1	2	0
M. orophila	1	1	2	2	1	3	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. palmeri	1	1	2	1	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. parviglumis	1	3	0	1	0	2	2	3	1	1	1	1	0	3	1	2	1	1	2	2	0
M. pauciflora	1	1	2	1	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	1	0
M. pectinata	1	1	2	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
M. peruviana	1	3	0	2	0	1	2	3	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
M. plumbea	1	1	1	2	1	1	2	2	2	1	1	1	0	3	0	0	0	0	0	2	0
M. polycaulis	1	3	0	2	1	2	2	2	1	1	2	1	1	3	1	2	1	1	2	2	0
M. porteri	1	3	0	2	0	1	2	3	1	1	1	1	0	1	1	2	2	2	1	2	0
M. pubescens	1	1	2	2	0	0	0	0	0	1	2	1	1	3	1	2	2	1	1	2	1
M. pubigluma	1	1	3	4	0	1	2	1	1	1	2	1	0	2	1	2	1	1	2	2	0
M. purpusii	1	3	0	2	0	2	2	2	2	1	2	1	1	3	1	2	1	1	2	2	0
M. quadridentata	1	1	2	2	0	1	2	2	1	1	1	2	2	3	1	2	2	2	1	2	0
M. ramulosa	1	1	1	1	1	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
M. reederorum	1	1	1	2	0	2	2	3	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. repens	1	1	1	2	1	1	3	2	2	1	1	1	1	3	0	0	0	0	0	2	0
M. richardsonis	1	1	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	2	3	0	0	0	0	0	2	0
M. rigens	1	1	2	1	1	1	2	3	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. rigida	2	1	2	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. robusta	1	1	2	2	1	2	2	2	1	1	1	1	0	3	1	2	2	2	1	2	0
M. schreberi	1	3	0	1	0	2	2	3	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0
M. scoparia	1	1	1	2	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	1	1	2	0
M seatonii	1	1	1	1	0	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
M. setifolia	1	2	0	2	0	3	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0
M. sinuata	1	1	1	4	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1
M. sinuosa	1	1	1	2	0	2	1	2	2	1	2	1	1	3	0	0	0	0	0	2	1
M. speciosa	1	1	2	4	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1	2	2	2	1	2	0
M. spiciformis	1	1	2	1	0	3	2	3	1	1	1	1	0	2	1	2	1	1	2	2	1
M. stricta	1	1	1	4	0	2	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. strictior	1	1	3	2	0	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
M. subaristata	2	1	1	1	1	1	2	3	1	0	0	0	0	0	1	3	2	2	1	2	0
M. tenella	1	1	3	1	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
M. tenuifolia	1	2	0	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	1	0
M. tenuissima	1	1	1	1	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
M. texana	1	1	1	2	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
M. torreyi	1	1	1	2	1	3	2	2	2	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0

Cuadro 2. (continued)

	E. Carácter																				
UTOs	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**
M. utilis	1	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	2	0
M. vaginata	1	1	1	2	1	2	2	3	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0
M. versicolor	1	1	2	2	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	2	0
M. villiflora	1	1	1	2	3	3	3	2	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	0
M. virescens	1	1	1	2	0	1	2	3	1	1	1	1	2	3	1	2	2	2	1	2	0
M. virletii	1	1	2	4	0	1	3	1	1	0	0	0	0	0	1	2	2	1	1	2	0
M. watsoniana	1	1	3	2	0	1	1	2	1	1	1	1	2	3	1	3	1	1	2	2	0
M. wrightii	1	1	1	2	1	2	3	3	2	1	1	1	0	1	2	1	0	0	2	2	0
M. xanthodas	1	1	2	3	0	3	2	2	2	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0

De los datos generados en las especies analizadas, se confirman las conclusiones obtenidas por Soderstrom (1967), en lo relativo a los micropelos y cuerpos de sílice de los grupos *Podosemum* y *Epicampes*, señalando que los micropelos del primer grupo son cortos y su célula distal es inflada (Fig. 4a), mientras que los del segundo grupo son más largos y delgados (Fig. 4d). En cuanto a los cuerpos de sílice el autor menciona que son del tipo de silla de montar formando una doble equis (Fig. 6b), este caracter de los cuerpos de sílice lo comparten las 113 especies estudiadas del género, mientras que, los micropelos de las especies que no se incluyen en estos dos grupos, presentan micropelos característicos de *Podosemum* o de *Epicampes* en cuanto a forma y tamaño.

De acuerdo con Ellis (1979), las papilas en la familia Poaceae, ocurren en las células largas y cortas, especialmente en las zonas intercostales, y el número puede variar de una a muchas por célula. En las especies estudiadas de *Muhlenbergia* la presencia o ausencia de papilas es un carácter importante para separar las especies en grupos (IIIa y IIIb, Fig. 14), lo que por otra parte, confirma la propuesta de Vieira y col. (2002), quienes señalan que la presencia o ausencia de papilas puede ser interpretado como un carácter de valor taxonómico.

Los aguijones o ganchos son estructuras epidérmicas a las que se les ha dado poca importancia, en algunos trabajos, sólo se menciona que son asperezas de la epidermis que se presentan tanto en la zona costal como intercostal (Vieira y col. 2002, Ellis 1979). Sin embargo, para las especies del género *Muhlenbergia* fueron importantes, ya que de acuerdo a la presencia, ausencia, forma y tamaño (ver en Cuadro1), se forman grupos definidos, por lo cual se consideran caracteres taxonómicos importantes en este género.

Las células cortas se presentan en pares o solitarias en hileras longitudinales, y se clasifican en células silíceas o suberosas de acuerdo al contenido del lumen (Vieira y col. 2002). Los cuerpos de sílice dentro de la célula silícea tienen formas características que han sido importantes para reconocer tribus o aun subfamilias de la familia Poaceae (Ellis 1979). En las especies mexicanas del género *Muhlenbergia* se presentan cuerpos de sílice del tipo característico en la subfamilia Chloridoideae, en forma de silla de montar formando una doble equis, aunque en algunas especies se presentan cuerpos de sílice más largos transversalmente con la parte media más estrecha y los extremos redondeados o irregulares, son también considerados por el mismo autor con forma de silla de montar.

La forma de estomas es otro carácter que se presenta en la epidermis. Los aparatos estomáticos son subdiscoidales, compuestos de células subsidiarias redondeadas (en forma de domo). Se encuentran distribuídos en dos hileras longitudinales, una hilera a cada lado de la zona costal. Este carácter igual que los cuerpos de sílice, son caracteres con valor taxonómico bajo por presentar formas con escasa variación en todas las especies, por tal motivo no ayudan a la separación de grupos.

Comparando los grupos obtenidos a partir de caracteres de epidermis abaxial en laminas de *Muhlenbergia* con los de anatomía foliar en corte transversal de *Muhlenbergia* (Peterson y Herrera 2001), no se observan

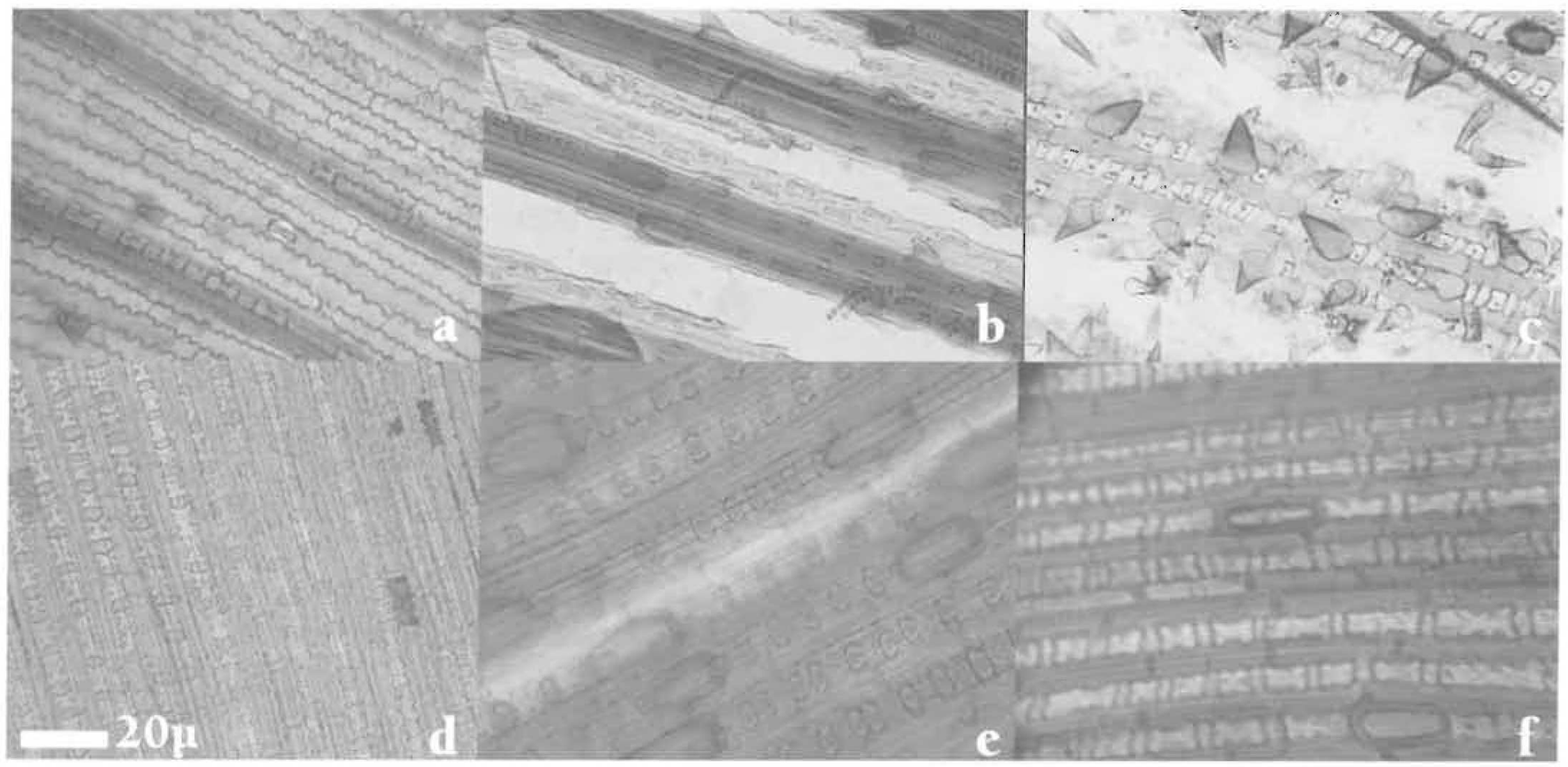

Fig. 1. Zonas Costales e Intercostales de la epidermis abaxial de *Muhlenbergia*, obtenidas por el método de raspado: (a–c) *M. ciliata, M. emersleyi* y *M. watsoniana* con zonas definidas, (d–f) *M. gypsophila, M. laxiflora* y *M. nigra* con zonas no definidas.

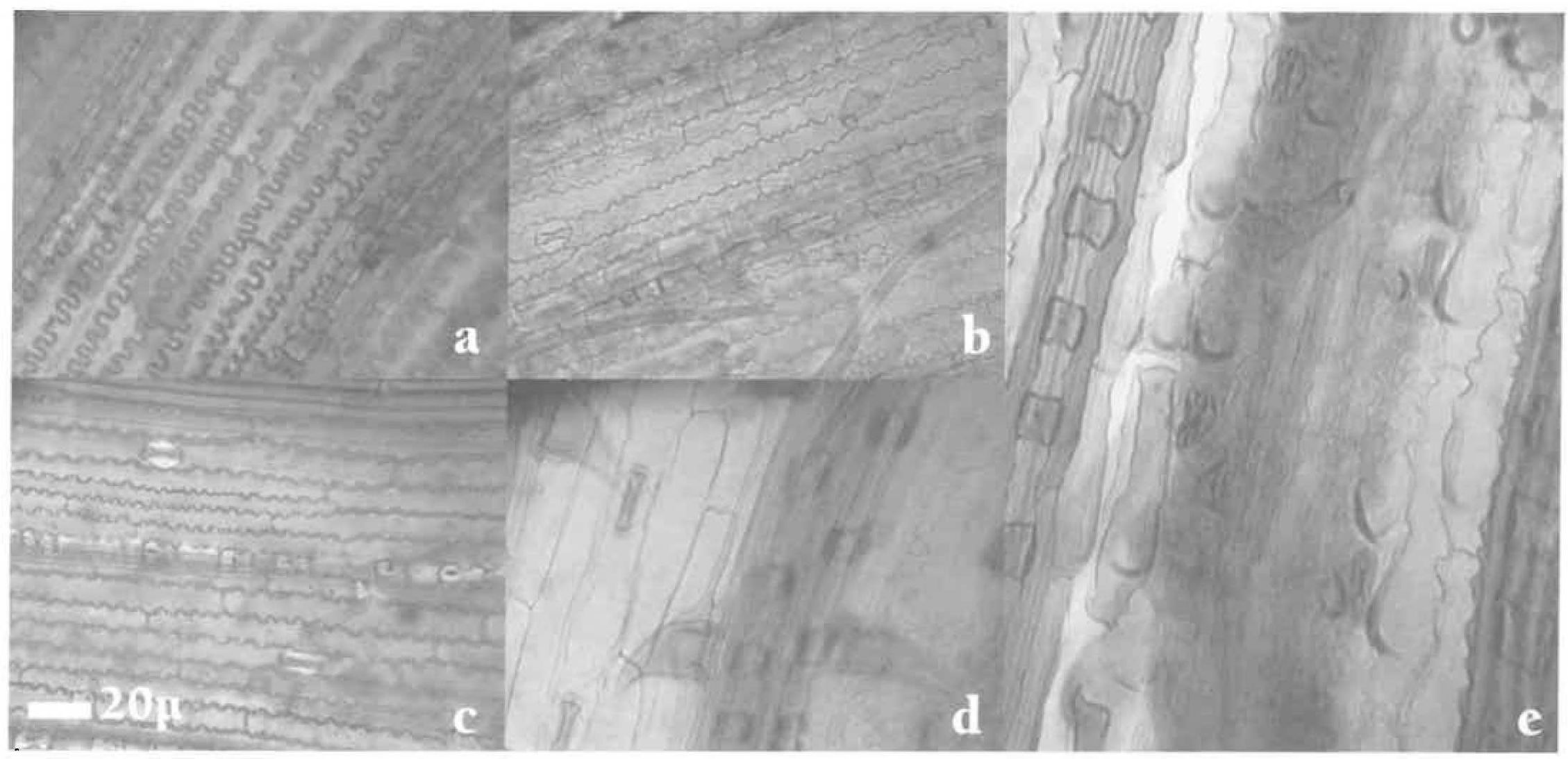

Fig. 2. Paredes Anticlinales Sinuosas de las células intercostales largas, obtenidas por el método de raspado: a) *M. annua*, sinuosidades en forma de U. b) *M. pectinata*, sinuosidades en forma de V. c) *M. ciliata*, sinuosidades en forma de W. d) *M. tenuifolia*. Paredes lisas, y e) *M. peruviana*, paredes onduladas.

similitudes con las agrupaciones naturales (emanadas de un análisis cladístico) que dieron sustento a la propuesta de reconocer los subgéneros (*Muhlenbergia* y *Trichochloa*) y las secciones (*Epicampes* y *Podosemum*) en el subgénero *Trichochloa*. El dendrograma de epidermis abaxial (Fig. 14) muestra que las especies de los subgéneros mencionados (Peterson y Herrera 2001) se intercalan en todos los grupos del dendrograma de caracteres epidérmicos. En el primer y segundo grupos, por ejemplo, se asocian especies tanto de *Muhlenbergia, Epicampes* y *Podosemum*. El tercer grupo está más definido, con la mayoría de las especies del subgénero *Muhlenbergia*, sin embargo, también se agregan especies de las secciones *Podosemum* y *Epicampes*.

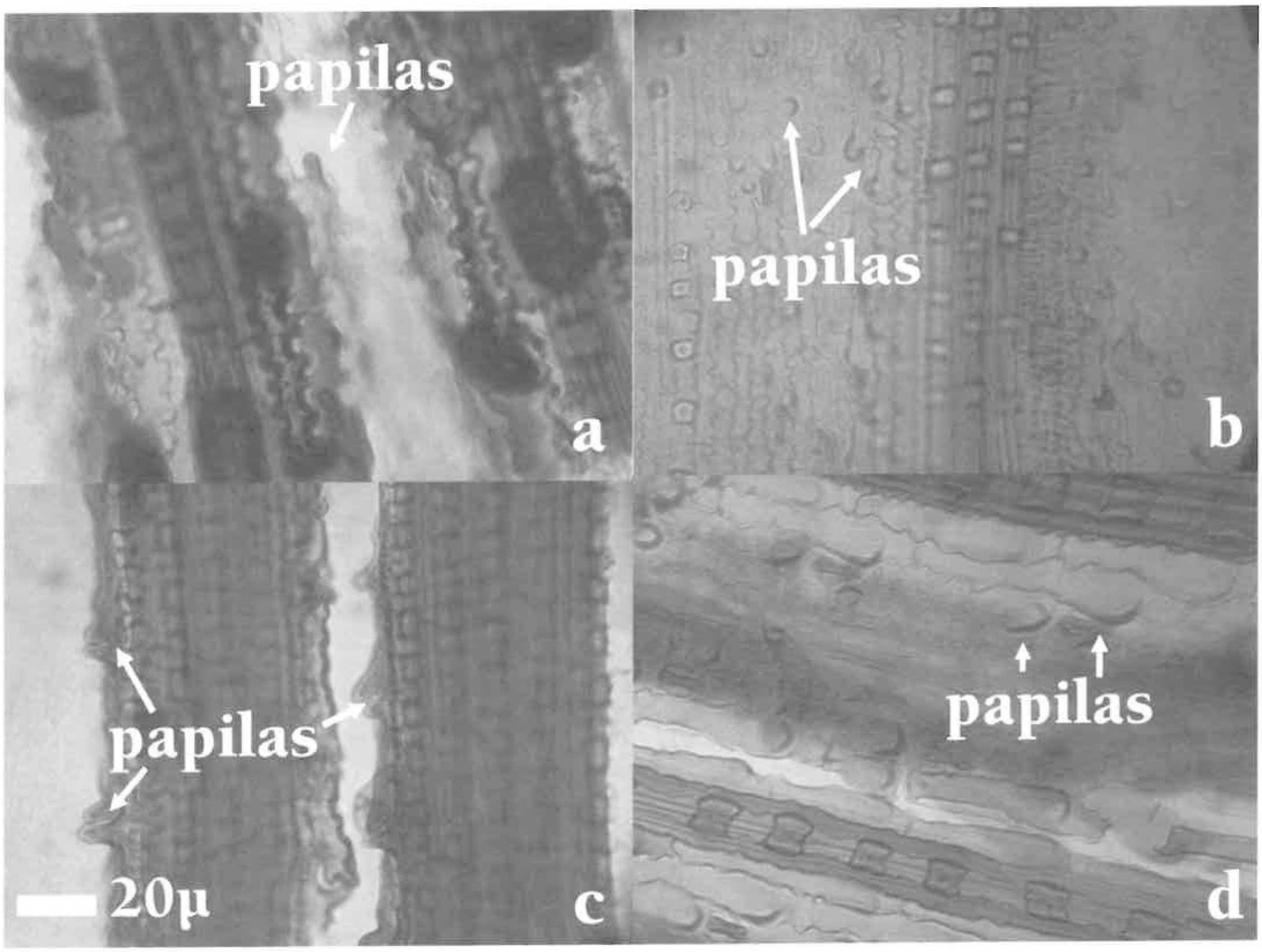

Fig. 3. Tipos de Papilas presentes en *Muhlenbergia*, obtenidas por el método de raspado: a) *M. glauca* con papilas alargadas cubriendo al estoma, b) *M. arenacea* con papilas hundidas, c) *M. flaviseta* con varias papilas cubriendo al estoma, d) *M. peruviana* con papilas convexas e infladas.

El presente estudio es el primero que se hace con base en la epidermis abaxial de las especies del género *Muhlenbergia* (Poaceae) de México, en el cual se estudiaron 113 de las cerca de 120 especies reportadas.

CONCLUSIONES

El conjunto de caracteres epidérmicos que exhiben las especies del género *Muhlenbergia* de México, demuestra que la epidermis por si sola no puede ser utilizada en la delimitación de especies, secciones y subgéneros de *Muhlenbergia*. Podrían ser considerados caracteres adicionales a los morfológicos y los anatómicos de corte transversal en láminas foliares, para la delimitación de especies.

De la formación de grupos epidérmicos diferentes a los anatómicos de sección transversal, en las especies del género *Muhlenbergia* de México, podría concluirse que la anatomía de epidermis foliar posiblemente tuvo una evolución divergente a la de sus estructuras internas.

APÉNDICE

Especimenes de *Muhlenbergia* utilizados en este estudio (colectores en negritas corresponden a las imágenes de las figuras 1–13).

M. aguascalientensis. Aguascalientes: Playa Mariquitas, 12 km al NW de la Congoja, mpio. San José de Gracia, *García, Herrera y de la Cerda 5531* (UAA); ***de la Cerda 1185* (UAA).**

M. alamosae. Aguascalientes: Barranca de los Lobos, Calvillo, *de la Cerda & O. Rosales 303* (UAA). Durango: Potrero la Tinaja, 2 km de San Juan de Michis por el camino La Michilía, Súchil, *Y.Y. Herrera 21* (CIIDIR). Jalisco: Arroyo del

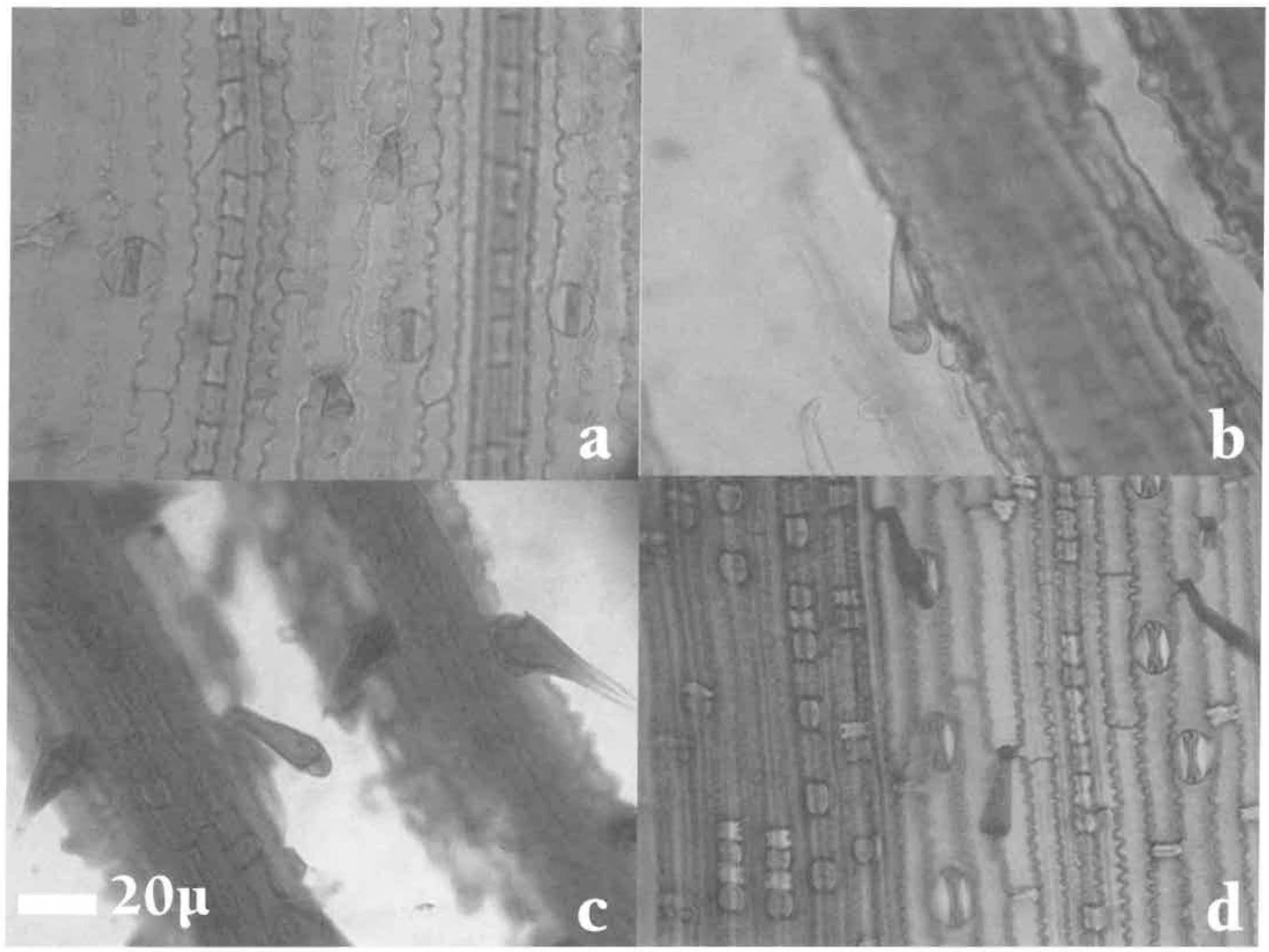

Fig. 4. Tipos de Micropelos, obtenidos por el método de raspado: a) *M. strictior*, pequeños e inflados < 30, b y c) 32 a 80, b) *M. flaviseta* micropelos inflados célula distal 1/3 del total, c) *M. quadridentata* micropelos angostos y alargados, célula distal 1/10 del total, d) *M. fragilis* micropelos angostos y alargados > 80.

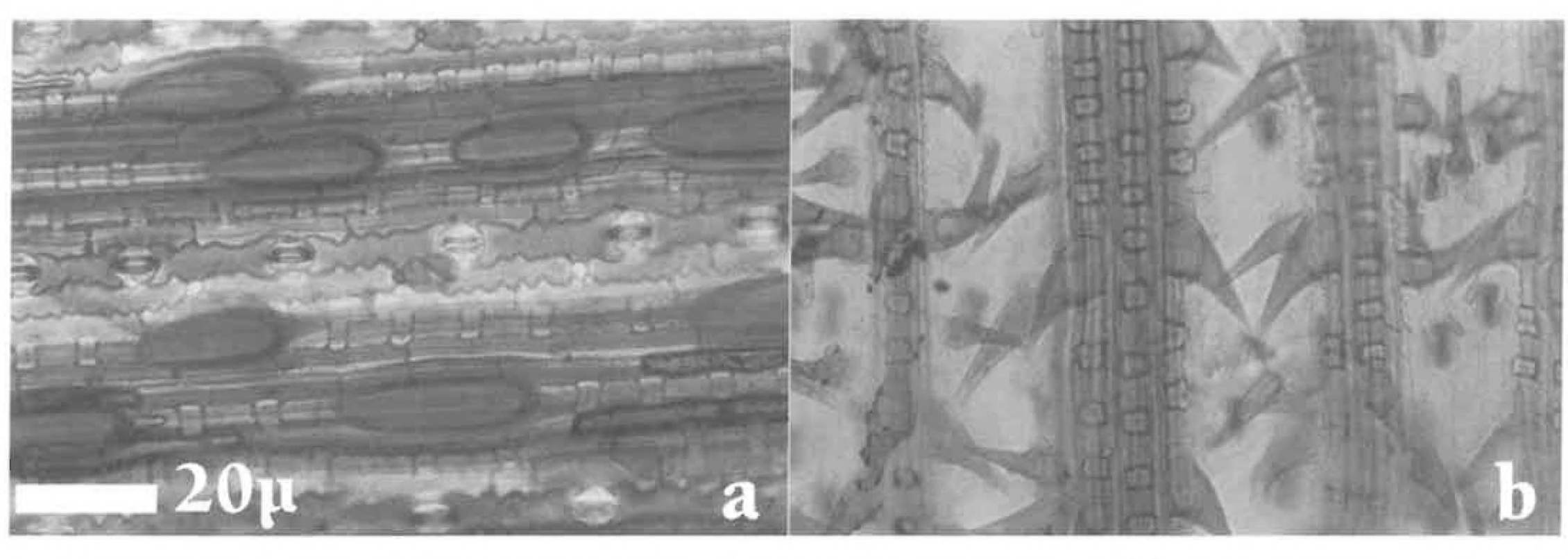

Fig. 5: Tipos de Aguijones, obtenidos por el método de raspado: a) *M. rigens* con aguijones de base mucho más larga que la punta, b) *M. brevifolia* con aguijones de punta mas larga que la base.

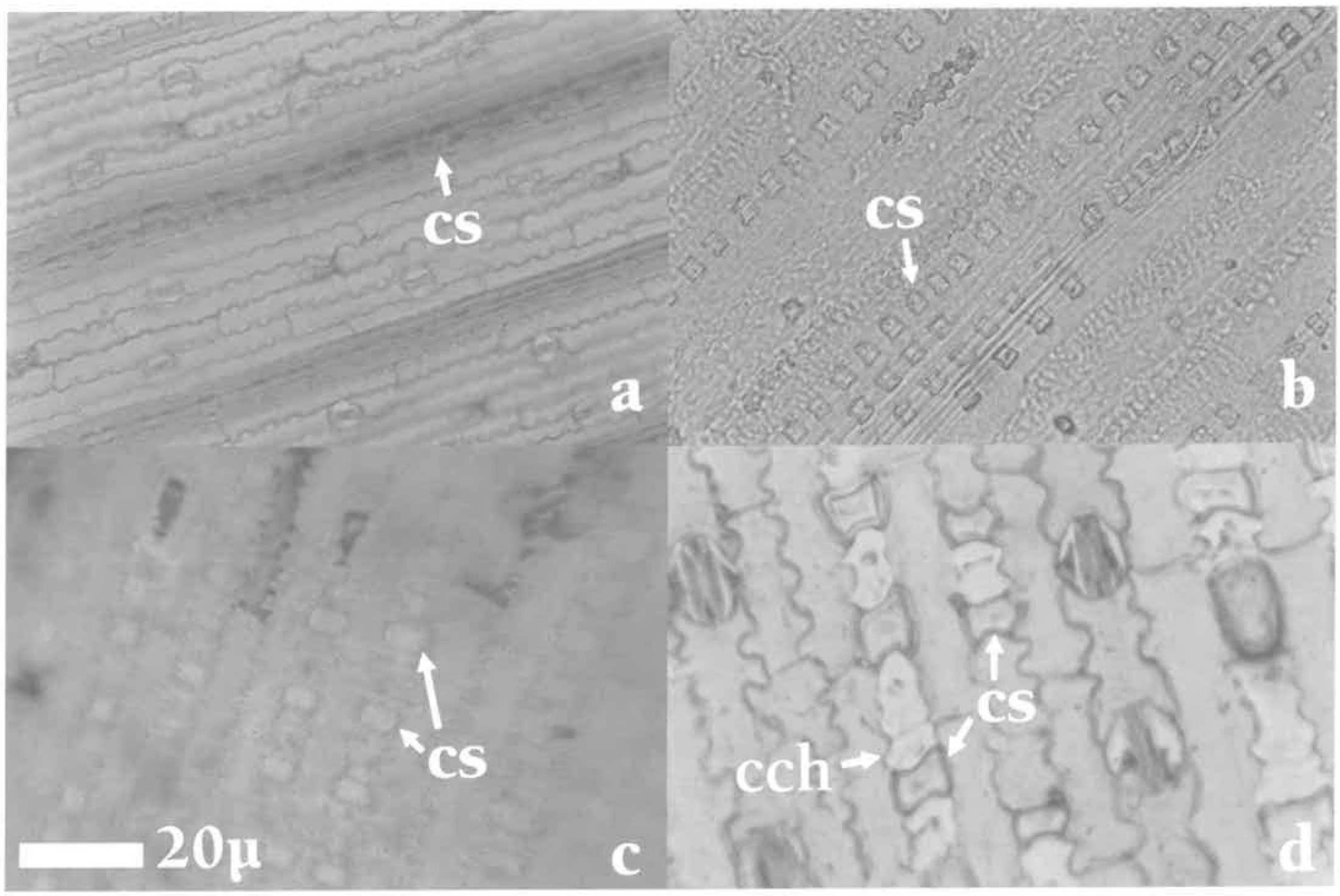

Fig. 6. Celulas Cortas, obtenidas por el método de raspado: a) ***M. flavida*** **con cuerpos de sílice en forma de silla de montar constreñidos en la parte media, b)** ***M. breviseta*** **con cuerpos de sílice equidimensionales en forma de silla de montar formando una doble equis, c)** ***M. nigra*** **con cuerpos de sílice solitarios entre dos células largas y d)** ***M. aguascalientensis*** **con cuerpos de sílice y de corcho en pares, (cch) células de corcho, (cs) células de sílice.**

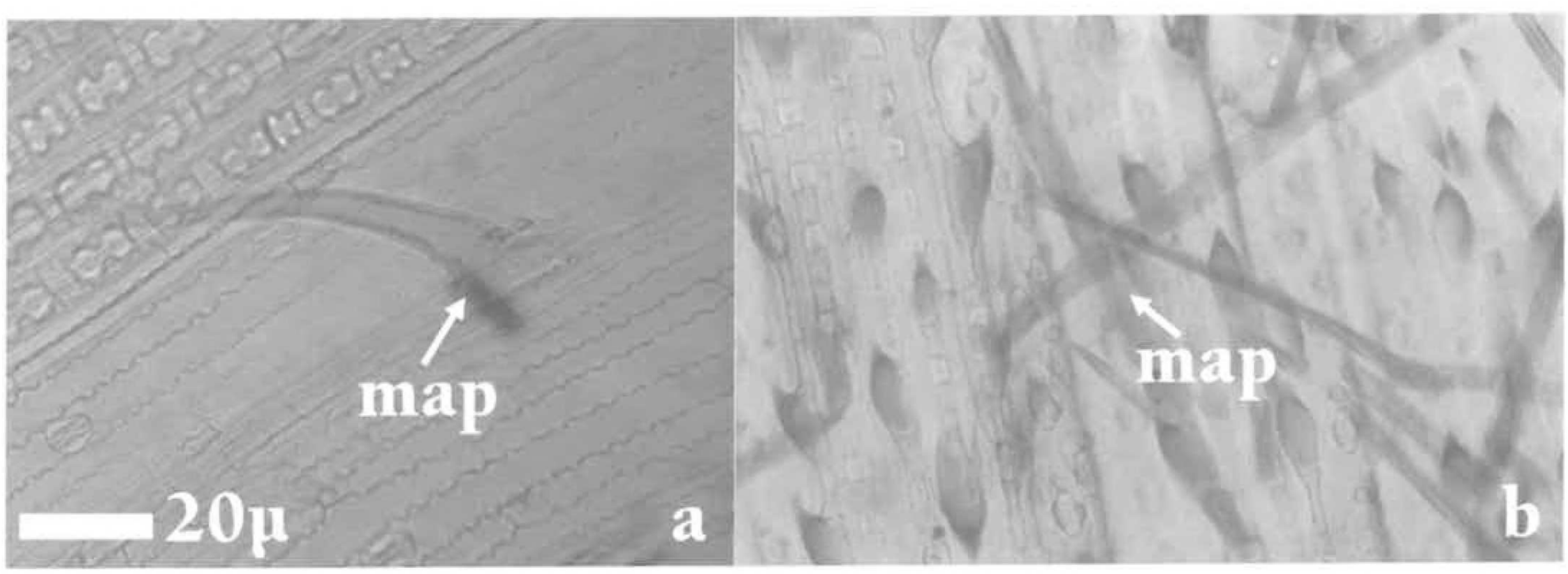

Fig. 7. Macropelos, obtenidos por el método de raspado: a) ***M. tenella*****, macropelos escasos y de consistencia rígida, b)** ***M. pubescens*****, con abundantes macropelos largos y suaves.**

Agua Caliente de los baños El Encanto, *L.M. Villarreal 7114* (SLPM); Santa Ana Tepetitlán, Zapopan, *Díaz Luna 3746* (GUADA). Nayarit: Barranca 0.5 km al S de Santa Teresa del Nayar, mpio. El Nayar, *Díaz Luna 9556* (GUADA). Sinaloa: between La Fraguita and El Madroño, carr. Durango-Mazatlán, mpio. Concordia, *Beetle M-3730* (ENCB).

M. annua. Durango: 14 km al NNE de San José de Avino, mpio. Pánuco de Coronado, ***R. Serrano s.n.*** **(INEGI).**

M. appressa. Baja California: 1.5–2.5 mi upstream from Rincón, 4.5 mi NE of Sta. Catarina, 64 mi SE of Ensenada, *R.E. Brother 708* (MEXU); 10.5 km W of La Rumorosa along hwy 2, mpio. Tecate, ***Thorne 60422*** **(MEXU).**

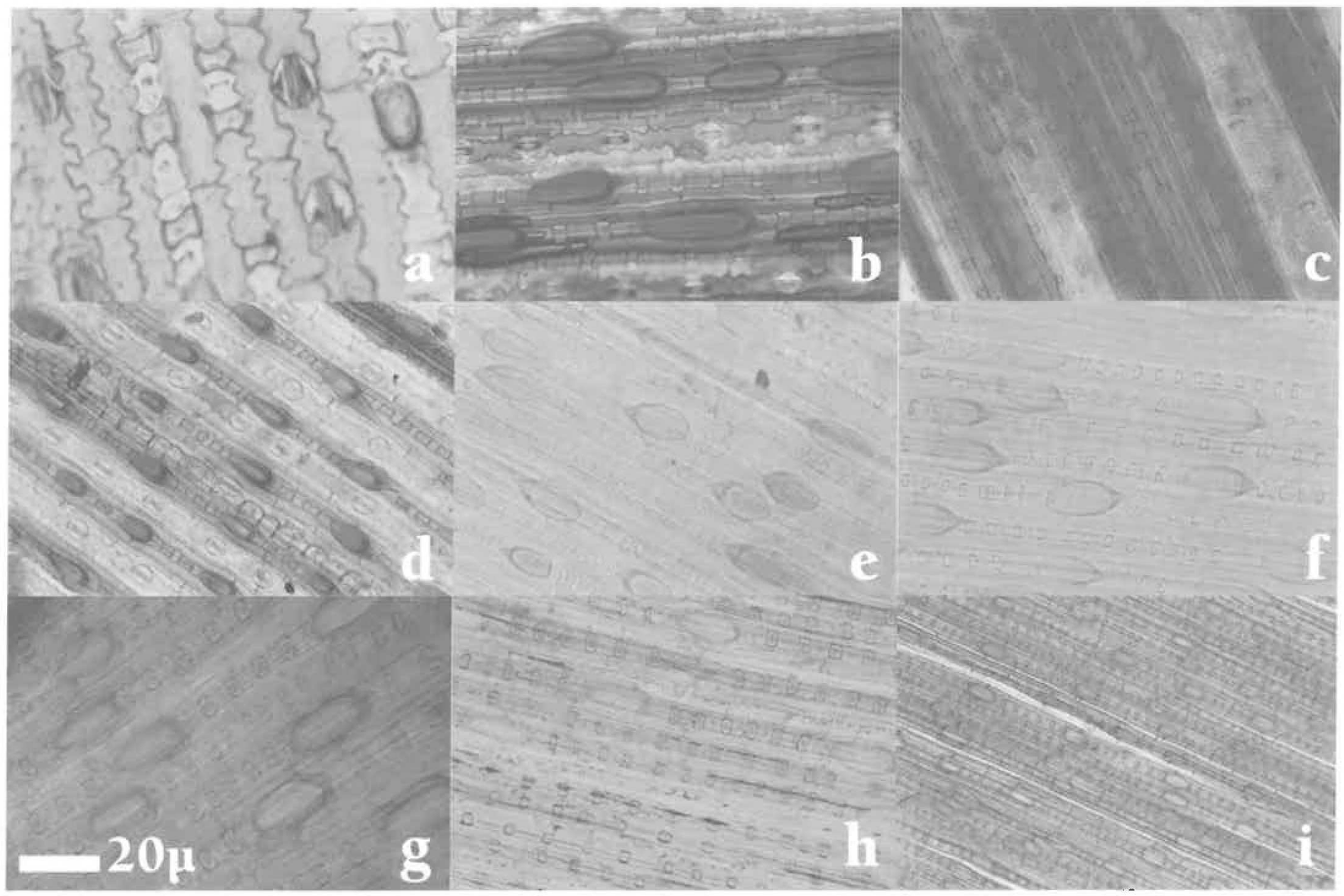

Fig. 8. Especies del género *Muhlenbergia* en el grupo IA: a) *M. aguascalientensis*, b) *M. rigens*, c) *M. palmeri*, d) *M. pauciflora*, e) *M. capillaris*, f) *M. dubia*, g) *M. glabrata*, h) *M. rigida*, i) *M. laxiflora*. Nótese 1 sola hilera de estomas en la zona intercostal, aguijones en la zona costal y ausencia de papilas.

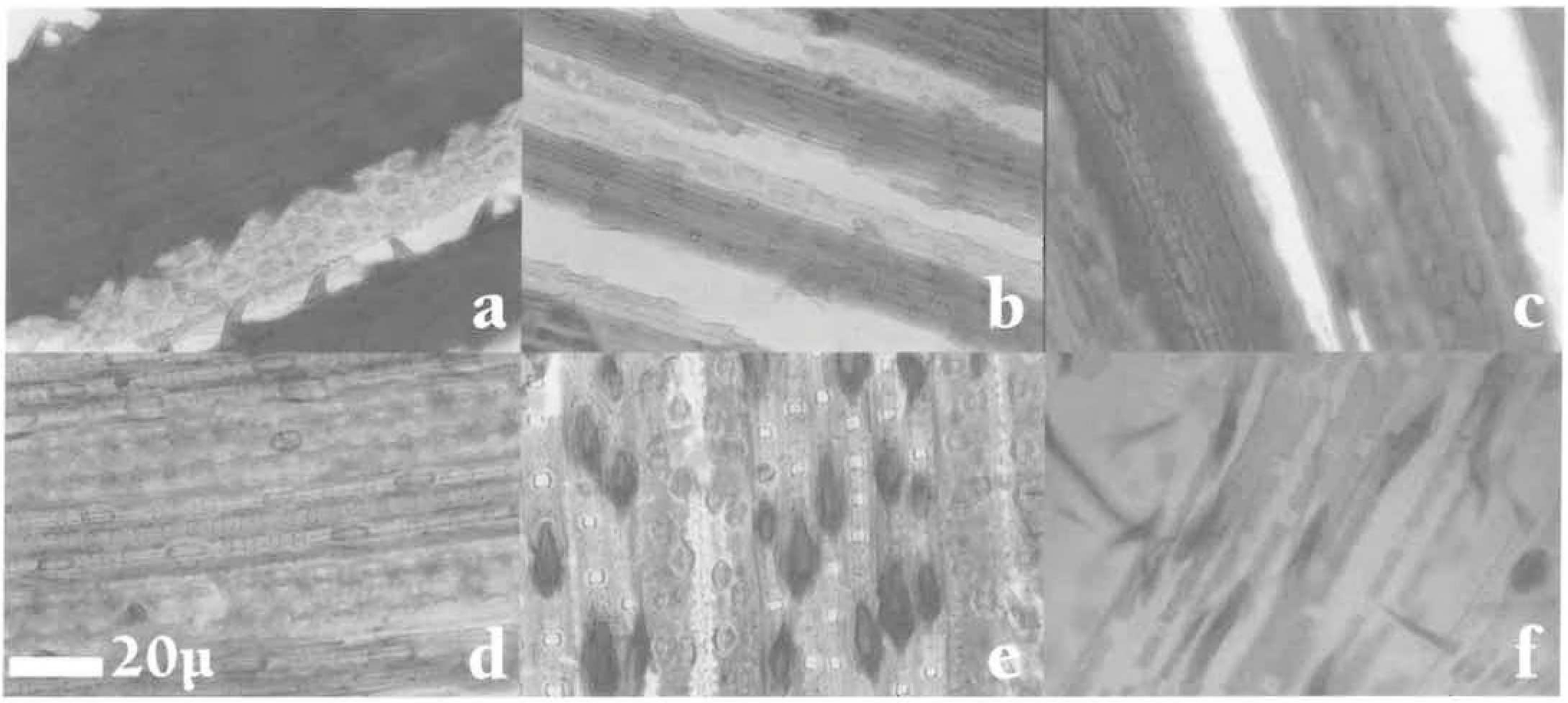

Fig. 9. Especies representativas de *Muhlenbergia* en el grupo IB: a) *M. distichophylla*, b) *M. emersleyi*, c) *M. gooddingii*, d) *M. grandis*, e) *M. robusta*, f) *M. xanthodas*. Nótese 2 hileras de estomas en la zona intercostal, aguijones en la zona costal y ausencia de papilas.

M. atenacea. Coahuila: Cañón de la Vaca, sierra Santa Fé del Pino, mpio. Ocampo, ***J. Passini 5248* (ENCB).** Nuevo León: 2 km SSW Puerto Grande en el camino a Castillo, mpio. Galeana, *H. López s.n.* (INEGI).

M. arenicola. Aburto Chihuahua: 15 mi W of Jiménez, mpio. López, *Reeder & C. Reeder 4875* (ENCB). Durango: 9 mi N of Zacatecas state line along hwy 49, mpio. Sta. Clara, *Reeder & C. Reeder 6475* (ENCB). Nuevo León: 4 km al E

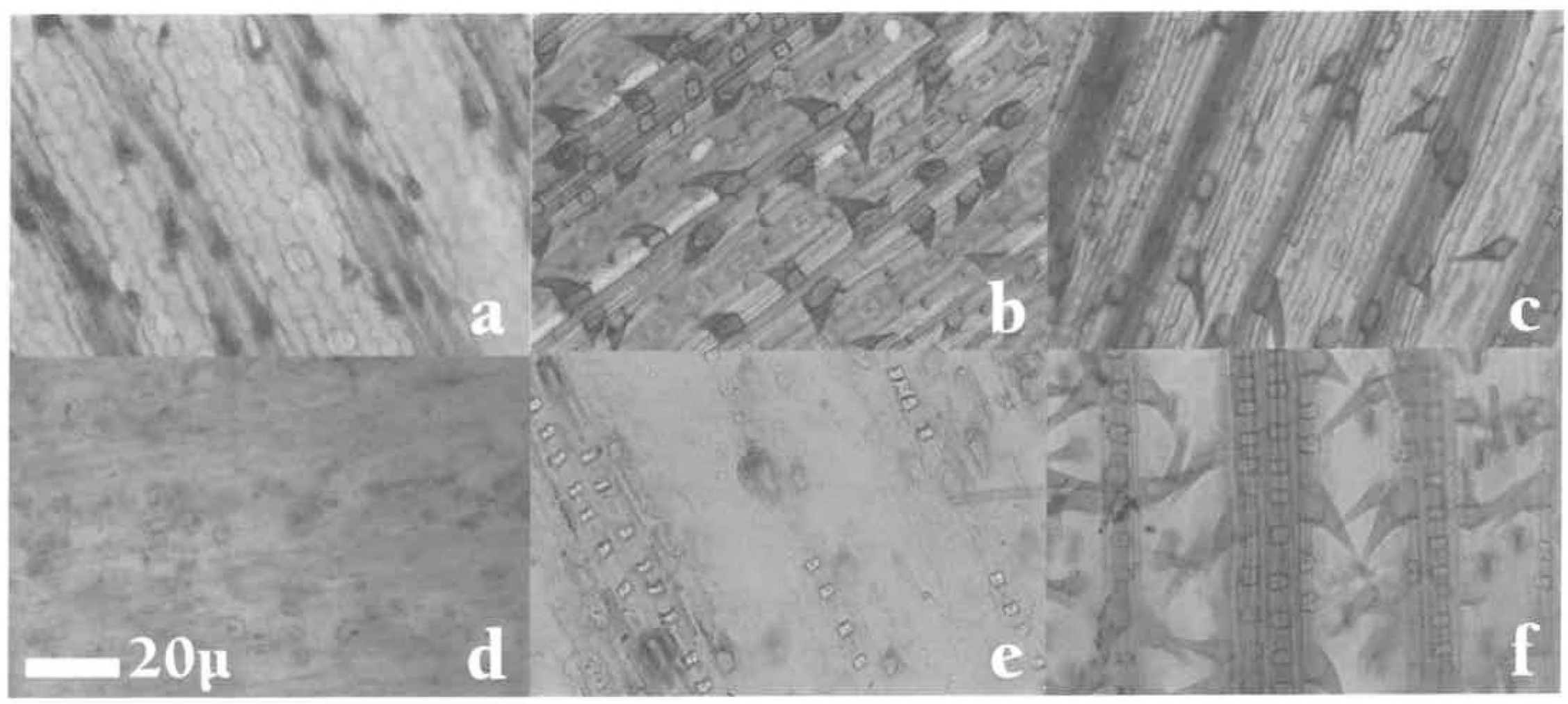

Fig. 10. Especies representativas del grupo IIA: a) *M. appressa*, b) *M. microsperma*, c) *M. parviglumis*, d) *M. schreberi*, e) *M. polycaulis*, f) *M. brevifolia*. Nótese la presencia de papilas, aguijones y celulas largas con paredes anticlinales onduladas, por lo general sin sinuosidades.

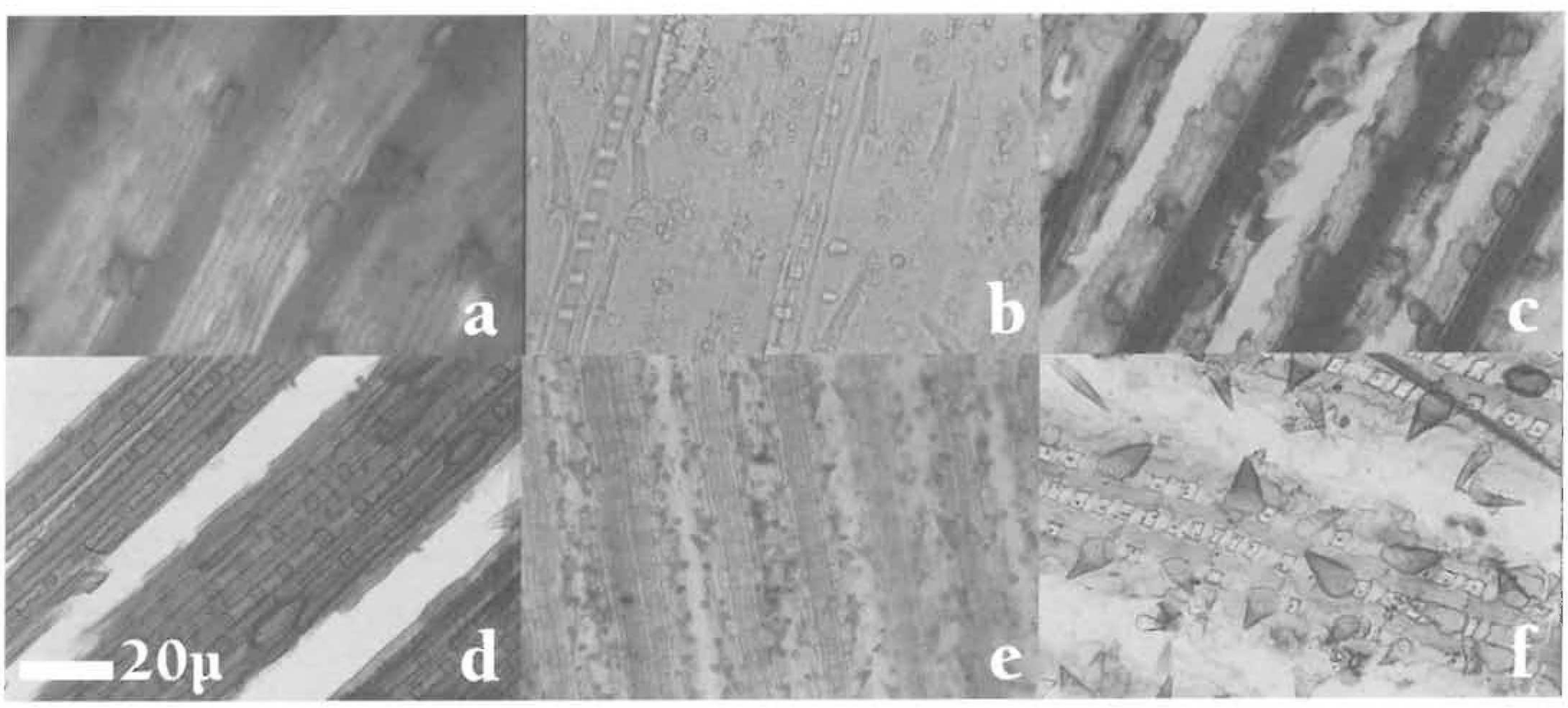

Fig. 11. Especies del grupo IIB: a) *M. pubigluma*, b) *M. brevis*, c) *M. glauca*, d) *M. virescens*, e) *M. dumosa*, f) *M. watsoniana*. Nótese la presencia de papilas, aguijones y celulas largas con paredes anticlinales por lo general sinuosas en forma de U y de V.

del ejido María de Ramos, mpio. Galeana, *L. Ledesma s.n.* (INEGI). San Luis Potosí: Estación Berrendo, mpio. Charcas, *Rzed 6575* (SLPM).

M. argentea. Chihuahua: 15.3 mi S of Mex 127 and 6.9 mi NE of la Bufa, mpio. Guachochi, *P.M. Peterson, Annable & Y. Herrera 971* (CIIDIR).

M. arizonica. Chihuahua: Chihuahua-Sonora border, Rancho Carretas, mpio. Janos, *L.H. Harvey 1624* (TAES); Rocky hills near Chihuahua, *Pringle 402* (ENCB). Durango: about 41 mi N of Cd. Durango, mpio. Canatlán, ***Reeder & C. Reeder 6482* (ENCB).**

M. arsenei. Baja California: E of Upper Vallecitos Meadow, Sierra San Pedro Mártir, mpio. Mexicali, ***Moran 23729* (ENCB);** cerca Observatorio Astronómico Nacional, sierra San Pedro Martir, mpio. Ensenada, *F. Takaki s.n.* (INEGI).

M. articulata. Aguascalientes: Milpillas de Arriba, mpio. Jesús María, *Zúñiga 204* (MEXU); Arroyo El Terrero, mpio. Calvillo, *Zúñiga 236* (MEXU). Hidalgo: 20 km al SSE de Ixmiquilpan, mpio. Progreso de Obregón, *L. González 3116* (ENCB); Los Tepetates, 4 km al W de Sta. Ma. Amajac, mpio. Atotonilco el Grande, *J. García 139* (MEXU). Jalisco: km 219 de la carr. México-Nuevo Laredo entre Zimapán y Jacala, mpio. Zimapán, *R. Cruz 1417* (ENCB). Querétaro: 1 km al S de Vizarrón, mpio. Cadereyta de Montes, *Mora*

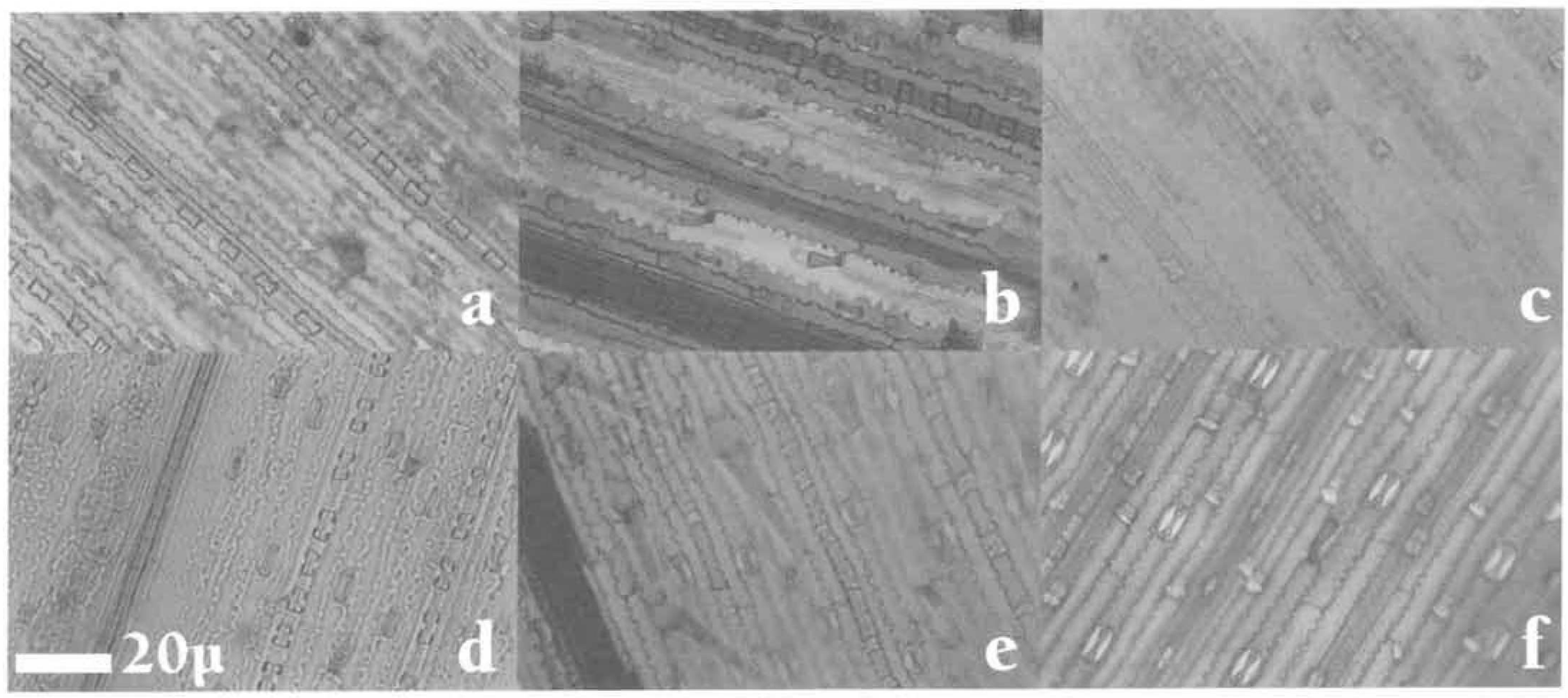

Fig. 12. Especies del grupo IIIA: a) *M. annua*, b) *M. implicata*, c) *M. minutissima*, d) *M. strictior*, e) *M. texana*, f) *M. fragilis*. Nótese la ausencia de papilas y de aguijones.

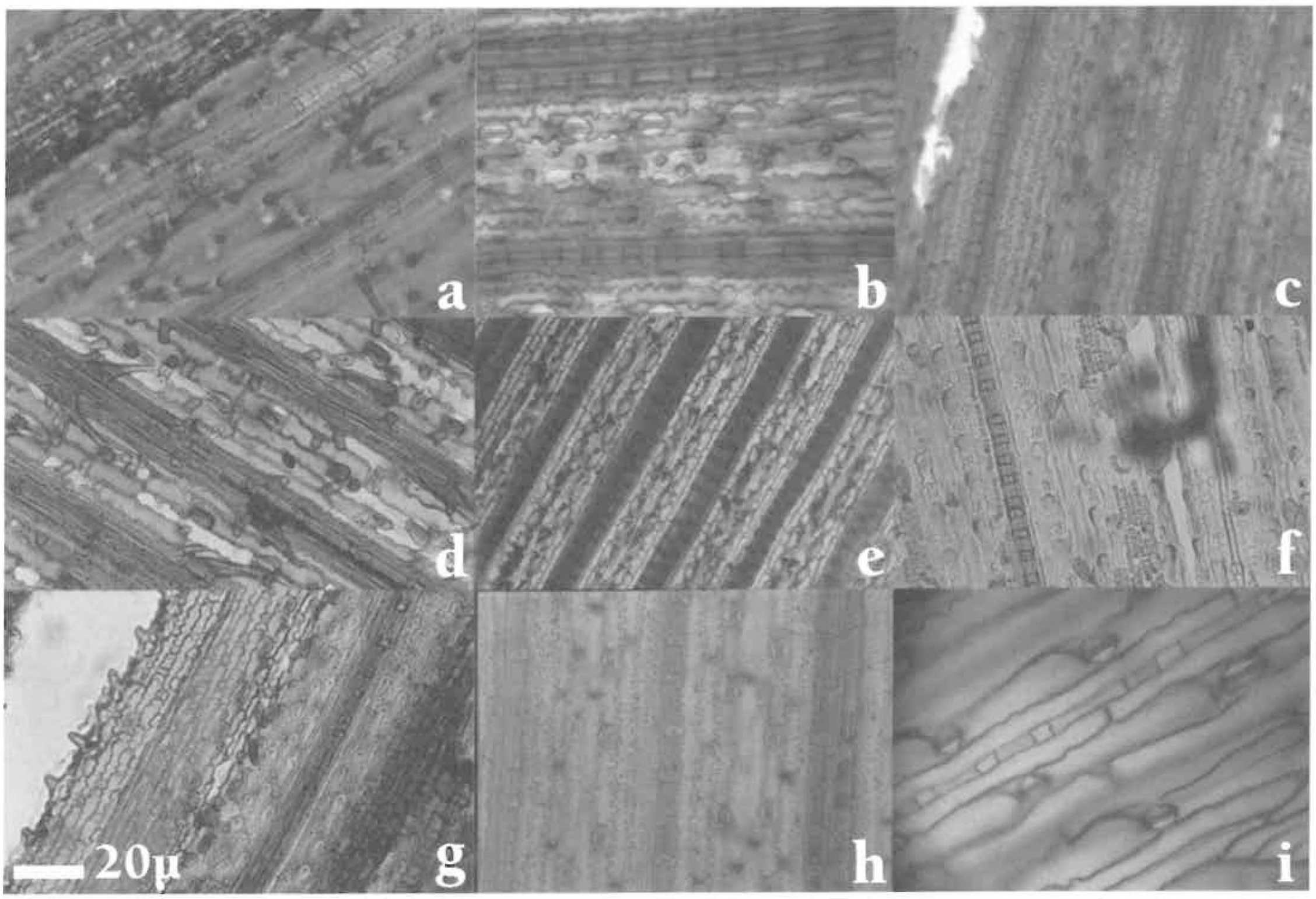

Fig. 13. Especies incluidas en el grupo IIIB: a) *M. depauperata*, b) *M. plumbea*, c) *M. repens*, d) *M. arsenei*, e) *M. asperifolia*, f) *M. arizonica*, g) *M. vaginata*, h) *M. utilis*, i) *M. majalcensis*. Nótese la presencia de papilas y la ausencia de aguijones.

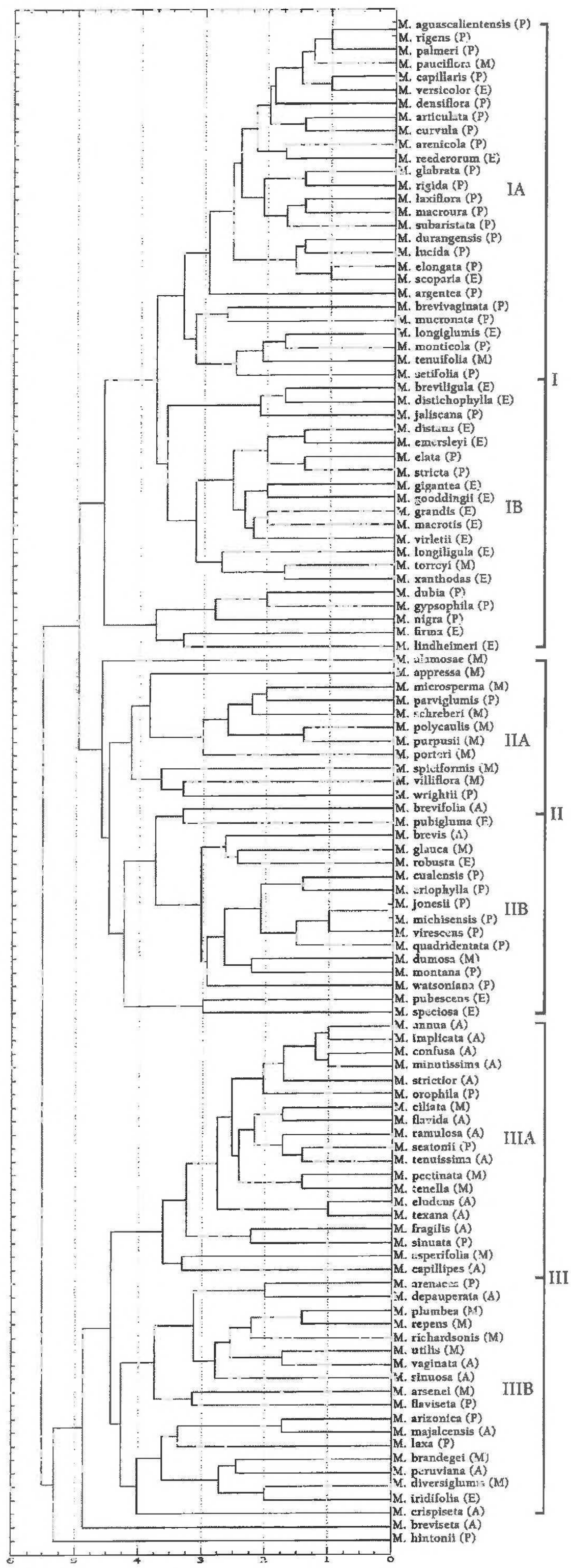

Fig. 14. Dendrograma agrupando 113 especies del género *Muhlenbergia* revisadas en este estudio.

Benítez 353-AMB (MEXU). San Luis Potosí: 10 km al W de Guadalcázar, *Rzed. 4930* (ENCB); 3 km al SW de Guadalcázar, *Rzed. 6809* (TAES).

M. asperifolia. Baja California: Sierra San Pedro Martir, mpio. Mexicali, *R. Morán 17973* (TAES). Chihuahua: about 9 mi N of Las Delicias, ***Reeder & C. Reeder 2615* (ENCB).** Coahuila: Ferriño's laguna area, mpio. Cuatrociénegas, *D. Pinkava & E. Lehto & D. Keil 5409* (ENCB).

M. brandegei. Baja California Sur: aprox. 25 km S of La Paz, W side of Isla La Partida, mpio. La Paz, *P.M. Peterson & Annable 4760* (US).

M. brevifolia. Jalisco: Ejido El Zapote, mpio. Pénjamo, ***Mora Benítez 251-AMB* (MEXU).**

M. breviligula. Chiapas: 3 mi S of Aguacatenango along road to Pinola Las Rosas, *Breedlove & Raven 13135* (TAES); near Venustiano Carranza along the road to pugiltic, *Laughlin 2702* (TAES).

M. brevis. Chihuahua: 0.7 mi W of Nuevo Majalca, 8.5 mi W of hwy 45, ***P.M. Peterson & Annable 4512* (ENCB);** 15.6 mi NE of El Vergel on hwy 24, mpio. Balleza, *Peterson & Annable 4061* (US). Durango: 5.4 mi W of Navíos, 42 mi W of Durango on hwy 40, *Peterson & Annable 4586* (US).

M. breviseta. Jalisco: about 12 mi E of Zacapú on road from Guadalajara to Morelia, ***Reeder & C. Reeder 1447* (ENCB).** Michoacán: Cerros Las Viudas y Las Flores, al SE del Rancho Seco, *A. Martínez 871* (ENCB).

M. brevivaginata. Aguascalientes: Laguna Seca, mpio. San José de Gracia, *Y. Herrera & O. Rosales 604* (UAA). Durango: Potrero Las Escobas, San Juan de Michis, mpio. Súchil, *J. Alvarado 725* (CHAPA). Zacatecas: km 30 de la terracería entre Tlaltengo y Jalapa, mpio. Tlaltenango de Sánchez Román, *Balleza 2720* (ENCB).

M. capillaris. Jalisco: Las Popas de Arriba, 14 km al S de Ojuelos, *Santana-Michel 1501* (ENCB). Oaxaca: 4 km al S de Ejido Benemérito de las Americas, camino a Flor de Cacao, *E. Martínez 10785* (MEXU). Querétaro: 3 km al S de San Joaquín, mpio. San Joaquín, ***R. Fernández 3248* (ENCB).**

M. capillipes. Chihuahua: Rancho Teseachic, mpio. Namiquipa, *Beetle M-3266* (MEXU); 22 mi SE of Chuichupa on the road to Madera, mpio. Madera, *Reeder & C. Reeder 2673* (US); 24 mi SW of La Junta on road to Creel, mpio. Guerrero, *Y. Herrera 953* (ENCB); 0.5 mi W of Flores Magón, mpio. Buenaventura, *Reeder, Reeder & Soderstrom 3496* (US).

M. ciliata. Jalisco: km 29 por la carr. Zapopan-San Cristóbal de la Barranca, *Santana-Michel 1973* (IBUG); parte más alta del Cerro Grande de Cujaruato, al SW de la Piedad, *Rzed. & McVaugh 515* (ENCB). Michoacán: Cerro Colorado, mpio. Pátzcuaro, ***J.M. Escobedo 240-A* (ENCB);** 7 km al E de Villa Jiménez, sobre el camino a Copándaro, *Rzed. 40757* (ENCB).

M. confusa. México: Terrenos de Juchitepec, mpio. Juchitepec, O. Domínguez (MEXU).

M. crispiseta. Durango: 6 mi W of Río Chico crossing W of Cd. Durango, *Reeder & C. Reeder 4645* (CHAPA); Camino los Herreras-Topia km 64, mpio. Santiago Papasquiaro, *M. González-Elizondo 3252-a* (CHAPA).

M. cualensis. Jalisco: Minas Zimapán, por la brecha a Cuale, *R. Guzmán 6100* (MEXU); Minas Zimapán, por la brecha a Cuale, *Santana-Michel* 1217 (SLPM); El Caracol, 1 km al W de la Mina de Zimapán, *González.-Villareal 3283* (ENCB).

M. curvula. Guanajuato: 6 mi NE of Guanajuato, *Rzed. 16133* (UAA); 6 km al NE de Santa Rosa, sobre el camino a Dolores Hidalgo, *Rzed. 42071* (CHAPA). San Luis Potosí: Sierra de San Miguelito, 30 km al WSW de San Luis Potosí, carr. a Villa de Arriaga, *Rzed. 29381* (CHAPA). Zacatecas: aprox. 38 km al W de Jalpa sobre la carr. a Tlaltenango, 30 km del entronque con la carr. Jalpa-Juchipila, *Rzed. & McVaugh 974* (ENCB).

M. densiflora. Chiapas: about 15 mi SE of Teopisca, *Reeder & C. Reeder 2045* (ENCB).

M. depauperata. Chihuahua: just N of Villa Matamoros on hwy 45 towards Parral, *P.M. Peterson & Annable 4579* (US). Hidalgo: about 8 mi S of Ixmiquilpan, mpio. Chilcuautla, *Reeder & C. Reeder 1611* (CHAPA). Jalisco: 1 km al N de Ventura, mpio. Villa Hidalgo, ***Rzed. 11455* (TAES).**

M. distans. Aguascalientes: El Zapote, 1 km al S de Cosío, *de la Cerda 4194* (UAA). D.F.: base de la Sierra de Sta. Catarina, al N de Tlatelolco, Delegación Tláhuac, *Rzed. 37470* (SLPM). Jalisco: Sierra de Cuale, entre Cuale y Talpa, mpio. Talpa de Allende, *J.V. de la Torre 8634* (ENCB). México: Sierra de Guadalupe, base del cerro Tontepec al SW de Coacalco, mpio. Coacalco de Berriozabal, *Rzed. 38248* (TAES).

M. distichophylla. Jalisco: SSE of Puerto Vallarta, 14 km from the opening of the Zimapán Mine, 1 km W of Providencia boundary El Tuito-El Cuale, *Santana-Michel 2348* (ENCB); nacimiento del Río Salado, aprox. 30 km al W de Guadalajara, ***Rzed. 15490* (ENCB).**

M. diversiglumis. Durango: Canelas, 1 km por el camino a Durango, *M. González-Elizondo 274-a* (ENCB). Michoacán: 4 km al S de Jesús del Monte sobre el camino a San Miguel, mpio. Morelia, *Rzed. 41323* (UAA).

M. dubia. Aguascalientes: Bajío La Canoa, Sierra San Blas de Pabellón, mpio. San José de Gracia, *de la Cerda 4085* (UAA). Coahuila: 153.2 km NW of Múzquiz on hwy 53 towards Boquilla del Carmen, *P.M. Peterson & Annable 10594* (US). Guanajuato: Rancho de Enmedio, Sierra Sta. Rosa, ***Y. Herrera & Cortés 1421* (UAA).** Jalisco: 25 km al NW de Bolaños por la brecha a Los Asmoles, mpio. Bolaños, *Santana-Michel 1766* (IBUG). San Luis Potosí: Sierra La Viga, mpio. Arteaga, *C.E. Zermeño 1155* (INEGI).

M. dumosa. Colima: Yerbabuena, mpio. Comala, *M. Navarrete 596* (MEXU). Michoacán: about 25 km S of Arteaga, road to Playa Azul, mpio. Lázaro Cárdenas, ***Díaz Luna 9300* (GUADA).** Zacatecas: Florencia, 3 km al W del pueblo, mpio. Benito Juárez, *Díaz Luna 15291* (GUADA).

M. durangensis. Durango: 33 km de La Guajolota, por el camino a Platanitos, mpio. Mezquital, *M. González-Elizondo 1692* (US); bajada del camino a San Fco. de Lajas, mpio. Pueblo Nuevo, *S. González 2324* (ENCB). Jalisco: km 22.5 brecha Bolaños-Tenzompa, mpio. Mezquitic, *Ramírez & Guzmán 641* (IBUG).

M. elata. 2 km al E de El Limón, mpio. Santa Ma. del Oro, M.J. Sepúlveda 987 (CIIDIR).

M. elongata. Chihuahua: Cañón del 54, mpio. Chihuahua, *J.M. Peña s.n.* (ENCB); 12 mi S of Villa Matamoros on hwy 45

towards Parral, *Reeder & C. Reeder 4886* (ENCB); Batopilas, mpio. Batopilas, *R. Fierros 1663* (MEXU).

M. eludens. Chihuahua: hills near Chihuahua, *Pringle 3052, 3056* (TAES); El Tigre to El Rancho de Robles, NE Sonora, mpio. Bavispe, *J. Vera 1957* (CHAPA); Tomochi, 2 km alrededor del poblado, mpio. Guerrero, *M. Vergara 153* (MEXU).

M. emersleyi. Jalisco: 7 mi SSW of Mazamitla, ***Reeder & C. Reeder 6329* (ENCB).** Durango: 4 km al W de La Parrilla, mpio. Nombre de Dios, *S. Acevedo & S. González 2779* (ENCB). Querétaro: Puerto de Los Velázquez, mpio. Pinal de Amoles, *V. Jaramillo, G. Villegas & A. Miranda 808* (MEXU).

M. eriophylla. Aguascalientes: lado SW de presa La Araña, mpio. San José de Gracia, *G. García 1371* (UAA). Guanajuato: 12 km al NE de Tierras Negras, mpio. Pénjamo, *Rzed. 51290* (CIIDIR). Durango: Cerro Blanco, Reserva de la Biosfera "La Michilía", mpio. Súchil, *M. González-Elizondo 3740* (CIIDIR). Michoacán: Cerro de Ucareo, mpio. Zinapécuaro, *L. Oseguera 52* (MEXU).

M. firma. Chiapas: about 15 mi SE of Teopisca, mpio. Teopisca, *Reeder & C. Reeder 2045* (ENCB). Guanajuato: 53 km al E de San Luis de la Paz, sobre carr. a Xichú, mpio. Victoria, *Rzed. 41390* (CIIDIR). México: 6 km de Tlazala de Fabela por la carr. a Nicolás Romero, mpio. Isidro Fabela, *M. González-Ledezma, J. García & I. Hernández 108* (SLPM).

M. flavida. Chihuahua: 15.3 mi S of Mex 127 and 6.9 mi NE of la Bufa, mpio. Guachochi, ***M.E. Sequeiros 1647* (UAA);** Sierra Milpillas 28.1 mi E of Los Tanques on road to Chinipas, 1.6 mi N of Los Chinipas, *P.M. Peterson & Annable 4174* (MEXU). Sonora: 4 km W de El Talayote, 35 km E de Yécora, mpio. Yécora, *P. Tenorio 4520* (ENCB).

M. flaviseta. Chihuahua: Parque Nacional de Cascada Basaseachic, 1 km airline S of Cascada, mpio. Ocampo, *M. Vergara 139* (MEXU). Durango: Predios del ejido La Victoria, mpio. Pueblo Nuevo, ***D. Aceval 696* (MEXU);** Potrero Chaides, 9 km al NE de La Mesa, brecha a El Yaqui, mpio. Tepehuanes, *P. Tenorio & C. Romero 2080* (MEXU).

M. fragilis. Guanajuato: Rancho Rinconcillo de los Remedios, mpio. Comonfort, *J.J. Macías 591* (MEXU). Guerrero: 18 km al NW de Chilpancingo, mpio. Chilpancingo de los Bravo, *O. Tellez 4552* (MEXU). Sonora: N of Cananea, Ejido José María Morelos, ***Beetle M-7867* (ENCB).** Zacatecas: al W de Pueblo Viejo, sierra de Morones, cerro de Piñones, ladera E, mpio. Juchipila, *Balleza & Adame 9193* (SLPM).

M. gigantea. Chiapas: Kulaktik, mpio. Tenejapa, *A.S. Ton 4570* (ENCB); 12 km S of Mexican hwy 190 near Rizo de Oro, mpio. Cintalapa, *Breedlove 20641* (TAES). Durango: orillas del pueblo de Topia, rumbo a Cuevecillas, *A. Benítez 1105* (CHAP). Jalisco: km 217 carr. Guadalajara-Barra de Navidad, mpio. Cihuatlán, *L.M. Villareal 8303* (IBUG). Michoacán: 5 km al N Tlalpujahua, mpio. Tlalpujahua, 16-Dic.-1986, *Rzed. 42265* (ENCB).

M. glabrata. Michoacán: 9 mi W of Zacapú, mpio. Zacapú, *Reeder & C. Reeder 4746* (MEXU). San Luis Potosí: 5 km E Soledad de Zaragoza, mpio. Xilitla, ***Rzed. 7122* (ENCB);** Sierra de Monte Grande, arroyo de Carbonerías, al NW del cerro de Juan Chepe, mpio. Charcas, *J.A. Reyes 375* (CHAPA).

M. glauca. Aguascalientes: Bajío La Canoa, Sierra San Blas de Pabellón, mpio. San José de Gracia, ***de la Cerda 4090* (UAA).** Coahuila: Sierra de Zapalinamé, 5 km S Saltillo in San Lorenzo Canyon, mpio. Saltillo, *Hatch, Morden & J. Valdés 4498* (MEXU). Durango: 15 mi W of El Pino, 29 mi W of Durango, *Reeder & C. Reeder 3127* (ENCB). San Luis Potosí: 12 km W Estación Berrendo, mpio. Charcas, *Rzed. 6576* (CHAPA); Sierra de Monte Grande, Tanque de adentro, mpio. Charcas, *J.A. Reyes 579* (CHAPA); 3 mi SW of San Luis Potosi, *Pringlei 1893* (TAES); km 30 carr. San Luis Potosí-Ojuelos, 3 km entronque a la Amapola, mpio. Villa de Arriaga, *A. Romero s.n.* (SLPM).

M. gooddingii. Sonora: 19 km al W de Yécora, ***Beetle M-6169* (MEXU);** S of Ures, mpio Ures, *Tañori 8310* (MEXU); El Cañón de la Bellota, Sierra de la Cabellera, mpio. Agua Prieta, *J. Vera 2110* (US).

M. grandis. Guanajuato: 9 km WNW de la Valenciana, mpio. Guanajuato, ***Rzed. 49767* (CIIDIR).** Jalisco: ca 13 mi NNE of Guadalajara, mpio. Zapopan, *Reeder & C. Reeder 4724* (US); cerca de El Corte Colorado, La Resolana, *Rezedowski 15037* (ENCB).

M. gypsophila. Nuevo León: Municipality Galeana, *O. Domínguez 1000, 1254* (MEXU); *D. Fuentes s.n.* (ENCB); La Joya, Cuesta Blanca, 15 km de Aramberri rumbo a Zaragoza, mpio. Zaragoza, *J. Valdés VR-2554* (ENCB); 2 km al S del Salero, mpio. Galeana, ***Valdés & Marroquín 1619* (ENCB).** San Luis Potosí: 12 mi NW of Matehuala on road to Cedral, *Reeder & C. Reeder 4812* (ENCB).

M. hintonii. México: alrededores del Llano de la Horca, mpio. Tlalmanalco, *Rzed. 31662* (SLPM).

M. implicata. Aguascalientes: Barranca El Temascal, mpio. Calvillo, ***L. Juárez 987* (UAA).** Chihuahua: 0.7 mi W of Nuevo Majalca, 8.5 mi W of hwy 45, *P.M. Peterson & Annable 4514* (TAES); La Joya, Cuesta Blanca, 15 km de Aramberri rumbo a Zaragoza, mpio. Zaragoza, *J. Valdés VR-2554* (ENCB). México: Temascaltepec, mpio. Temascaltepec, *Hinton 2079* (ENCB). *14.8 mi NE of El Vergel, mpio. Balleza, P.M. Peterson & Annable 4079 (TAES).* Michoacán: 15 mi W of Jiquilpan, mpio. Jiquilpan, *Reeder & C. Reeder 6326* (ENCB).

M. iridifolia. Jalisco: 15 km S Talpa, sobre camino a La Cuesta, mpio. Talpa de Allende, *Rzed. 15235* (ENCB).

M. jaliscana. Jalisco: camino Sta. Rosa, 1 km antes del Salvador, mpio. Tequila, *A. Navarro 213* (IBUG); San Cristóbal, mpio. Zapopan, *A. Navarro & E. Cervantes 158* (IBUG).

M. jonesii. California: 9.5 mi SE of hwy 97 on Military Pass Rd., NE side of Mt Shasta, *P.M. Peterson & Annable 4857* (US).

M. laxa. Veracruz: Cerro Macuiltepec, just outside Jalapa, mpio. Xalapa, *Reeder & C. Reeder 5991* (ENCB); Cerro Macuiltepec, mpio. Xalapa, *V. Hernández 80* (MEXU).

M. laxiflora. Durango: about 3 mi E of El Salto, mpio Pueblo Nuevo, ***Reeder & C. Reeder 2559* (ENCB).** Oaxaca: 34 mi NW of Oaxaca, mpio. Oaxaca, *Reeder & C. Reeder 2188* (MEXU).

M. lindheimeri. Coahuila: 4 mi WSW of Nava, *Reeder & C. Reeder 4814* (ENCB).

M. longiglumis. Guanajuato: 28 km NNW Juventino Rosas sobre carr. a Guanajuato, *Rzed. 41197* (CHAPA). Jalisco: Guadalajara, mpio. Guadalajara, *Pringle 2365* (US); Ayo El Grande, mpio. Jesús María, *A. Navarro 781* (MEXU).

M. longiligula. Chihuahua: about 15 mi S of Madera, mpio. Madera, *Reeder & C. Reeder 2639* (ENCB). Sonora: N of Cananea, Ejido José María Morelos, *Beetle M-7823* (MEXU).

M. lucida. Chihuahua: 10.7 mi S of Mexico 127 on road to Batopilas, *Y. Herrera, P.M. Peterson & Annable 946* (CIIDIR); 78 km de la Junta de Basaseachic, mpio. Guerrero, *R. Fierros 1691* (MEXU).

M. macrotis. Aguascalientes: Barranca Río Gil, mpio. Calvillo, *de la Cerda. 4409* (UAA); Barranca El Empinado, mpio. San José de Gracia, de *la Cerda 3943* (UAA). Jalisco: 3 km al E de la Estación Biológica Las Joyas, camino al cerro Almela, mpio. Autlán, *E.J. Jodziewcz & T.S. Cochrane 4818* (IBUG).

M. macroura. Aguascalientes: Bajío La Canoa, Sierra San Blas de Pabellón, mpio. San José de Gracia, *de la Cerda 4103* (UAA). Puebla: Campo experimental San Juan Tetla, vertiente E del Ixtaccihuatl, mpio. San Martín Texmelucan, *A. May Nah 971* (ENCB).

M. majalcensis. Chihuahua: 20 mi W of México 45 and about ½ mi E of Cumbres de Majalaca, mpio. Riva Palacio, ***P.M. Peterson, Annable & Y. Herrera 949* (CIIDIR).**

M. michisensis. Durango: Potrero Las Escobas, San Juan de Michis, mpio. Súchil, *J. Alvarado 723* (CHAPA).

M. microsperma. Michoacán: 51 km de Pátzcuaro rumbo a Uruapan, mpio. Ziracuaretiro, *A. Díaz Osorno 358* (ENCB); Cañada del río Grande, cerca de Cointzio, mpio. Morelia, ***Rzed. 45281* (CIIDIR).** Oaxaca: 6 km al E de Guadalupe Cuautepec, mpio. Santiago Miltepec, *A. Salinas & A. Campos 3690* (MEXU). San Luis Potosí: Rancho El Palmar, potrero Tortugas, mpio. San Luis Potosí, *I.V. Rivas & M. González-Ledezma 226* (SLPM).

M. minutissima. Chihuahua: Cabecera de la cañada de Recogoata, mpio. Bocoyna, *B. Tah 44* (MEXU). Tamaulipas: km 26 carr. Victoria-San Luis Potosí, mpio. Victoria, *G. Villegas 169* (MEXU). Tlaxcala: camino de San Cosme Xalostoc a Terrenate, 5.5 km de la carr. Apizaco-Huamantla, ***H. Vibrans 2835B* (CHAPA).**

M. montana. Aguascalientes: La Ciénega, mpio. San José de Gracia, de *la Cerda 3989* (UAA). Chihuahua: carr. San Juanito-La Junta, 17 km, mpio. Guerrero, *B. Tah 8* (MEXU); Chihuahua-Sonora border, Rancho Carretas, mpio. Janos, *Harvey 1639* (ENCB); 12 mi SW of Chuhichupa, mpio. Madera, *Spellenberg & Zimmerman 8951* (ENCB). Durango: 15 km al W de Canatlán, sobre Mesa de Aguirre, *J. Blando s.n.* (ENCB). Oaxaca: 2 km al E de San Antonio Abad, mpio. Concepción Buenavista, *R. Cruz 2322* (ENCB).

M. monticola. Coahuila: 25 km S of Saltillo at the rancho Recreacion El Chorro, mpio. Saltillo, *Hatch, Morden & Valdés 4590* (TAES); 5 km S of Saltillo, in San Lorenzo Canyon, mpio. Saltillo, *Hatch, Morden & Valdés 4495* (TAES).

M. mucronata. Durango: 7.3 mi N of Charcos on road towards San Juan de Michis, mpio. Mezquital, *P.M. Peterson, S. González & Knowles 13646* (US).

M. nigra. México: Paso de Cortés, entre Popocatepetl e Iztaccihuatl, mpio. Amecameca, ***A. Cortés s.n.* (INEGI);** Parque Nacional Nevado de Toluca, mpio. Texcaltitlán, *Beaman 1708* (ENCB).

M. orophyila. México: Paso de Cortés, 13 km al E de Amecameca, mpio. San Nicolás de los Ranchos, *Koch 76266* (CHAPA).

M. palmeri. Chihuahua: Sierra Madre Occidental, along río Corareachi, ***P.M. Peterson & Catalán 17605* (CIIDIR);** Parque Natural Barranca del Cobre, 1.6 km E of La Bufa, mpio. Guachochi, *P.M. Peterson & Knowles 13579* (US).

M. parviglumis. Hidalgo: Zempoala, mpio. Zempoala, ***A. Ventura 1495* (ENCB).**

M. pauciflora. Sonora: E of Cananea, Sierra de los Ajos, mpio. Frontera, ***Beetle M-7869* (ENCB).**

M. pectinata. Guerrero: 24.5 mi N of Taxco on hwy 55, mpio. Pilcaya, ***P.M. Peterson & Annable 4666* (ENCB).**

M. peruviana. Aguascalientes: El Pandito de Vázquez, Sierra de San Blas Pabellón, mpio. San José de Gracia, ***G. García 2335* (UAA).** México: 2.3 mi E of hwy 3 on road to Nevado de Toluca, mpio. Zinacantepec, *P.M. Peterson & Annable 4636* (TAES); 6 mi W of pass on road from Toluca to Temascaltepec, mpio. Zinacantepec, *Dunn 17197* (ENCB). Michoacán: 9.3 mi E of Opopeo on hwy 41, mpio. Salvador Escalante, *P.M. Peterson & Annable 4622* (ENCB).

M. plumbea. D.F.: Cuilotepec, Sierra de Ajusco, deleg. Tlalpan, *E. Manrique 1144* (MEXU). Hidalgo: Laguna de Apan, mpio. Apan, ***R. Cruz 411* (ENCB).** Tlaxcala: Camino de San Cosme Xalostoc a Terrenate, 5.5 km de la carr. Apizaco-Huamantla, *H. Vibrans 2836* (ENCB).

M. polycaulis. Aguascalientes: Barranca El Empinado, mpio. San José de Gracia, ***de la Cerda 3943* (UAA).** Chihuahua: 6 mi E of Buenaventura, *Reeder & C. Reeder 3200* (ENCB). Sonora: El Cañón de la Bellota, Sierra de la Cabellera, mpio. Agua Prieta, *J. Vera 2097* (TAES). Zacatecas: brecha Jeréz-Guadalupe Victoria, mpio. Jerez, Balleza 2222 (CHAPA).

M. porteri. Durango: 3.5 km al ESE de El Carmen, carr. 45 a Durango, *J. Blando s.n.* (INEGI). San Luis Potosí: km 428 carr. Central, mpio. San Luis Potosí, *A. Gómez 925* (SLPM). Sonora: Río de Bavispe NE Sonora, La Mesa de Las Carreras, W of Colonia Morelos, *J. Vera 2054* (US).

M. pubescens. Aguascalientes: camino a presa de La Araña, mpio. San José de Gracia, *G. García s.n.* (UAA); 8 km al SW de la hacienda El Garabato, mpio. Jesús María, de *la Cerda 3486* (UAA). Durango: 10 km al SW de Súchil, carr. en construcción a Tepic, mpio. Súchil, ***S. González & Y. Herrera 1512* (CIIDIR).** San Luis Potosí: La Amapola, ejido El Pachón, mpio. San Luis Potosí, *A. Avila 37* (SLPM).

M. pubigluma. Coahuila: Rancho Demostrativo "Los Angeles" 48 km al S de Saltillo, ***J.A. Villarreal & J. Valdés 3370* (ENCB).**

M. purpusii. San Luis Potosí: Entronque a San Agustín, mpio. Matehuala, *S. Villegas y E. García s.n.* (TAES); San José del Refugio, km 550 carr. central entre el entronque y Matehuala, *F. Medellín 1130* (SLPM).

M. quadridentata. México: 10 km al E de Amecameca, sobre el camino a Tlamacas, *Koch 76269* (TAES). Michoacán: parte alta del cerro del Burro, mpio. Huiramba, ***Rzed. 44627* (UAA).** Veracruz: Vidal Díaz Muñóz, mpio. Perote, *G. Hernández 314* (INEGI).

M. racemosa. Coahuila: Serranías del Burro, rancho El Bonito, 12 km N of headquarters, mpio. Acuña, *J. Valdés & D. Riskind VR-1277* (TAES).

M. ramulosa. Baja California: E of Upper Vallecitos Meadow, Sierra San Pedro Mártir, mpio. Mexicali, *M. del Real 300* (MEXU). Chihuahua: km 85 carr. Balleza-Guachochi, mpio. Guachochi, *M.E. Siqueiros 1606* (MEXU); 12 mi NW of Madera, mpio. Madera, *Reeder & C. Reeder 2649* (SLPM). Jalisco: 1 km al SW de la comunidad Maquixtla, mpio. Zacatlán, *S. Aguirre S-189* (MEXU). México: Volcán de Toluca, mpio. Toluca, *R. Sohns & E. Matuda 1006* (TAES); camino viejo al CICITEC, límites Milpa Alta y Juchitepec, *A. Miranda, G. Villegas & R. Méndez 890* (MEXU). Michoacán: alrededor de Jeráhuaro, mpio. Zinapécuaro, *Rzed. 46165* (MEXU).

M. reederorum. Durango: Ejido Echeverria de la Sierra, mpio. Durango, *J.A. Ochoa & R. Martínez 315* (MEXU),

M. repens. Aguascalientes: La Ciénega, mpio. San José de Gracia, ***de la Cerda 3981* (UAA).** Jalisco: La Tapona, mpio. Tula, *M.H. Cervera 132* (MEXU). San Luis Potosí: Cerro San Pedro, mpio. San Luis Potosí, *M.H. Castro 84* (MEXU).

M. richardsonis. Baja California: Sierra San Pedro Martir, Los Llanitos, mpio. Mexicali, *Moran 28016* (US).

M. rigens. Aguascalientes: Camino cerro del Tepozán (orilla de arroyo), mpio. Calvillo, *G. García 286* (UAA); Puentes Cuates, mpio. Calvillo, *de la Cerda 9398* (UAA). Durango: W de Sta María de Ocotán, mpio. Mezquital, ***M. González-Elizondo y S. Acevedo 1554* (CIIDIR).**

M. rigida. Aguascalientes: 3 km al W de La Estancia, mpio. San José de Gracia, ***G. García 1867* (UAA).** Chiapas: about 2 mi SE of San Cristóbal de las Casas, *Breedlove & G. Davidse 54703* (SLPM). Durango: aprox. 18 km al E de Durango, carr. a México, serranías frente a la fábrica de celulosa, *Gould & J. Morrow 7916* (TAES). Jalisco: 15 km al SW de Matanzas, mpio. Ojuelos, *Díaz Luna 4412* (GUADA); 2 mi NW of Tequila at the edge of the Barranca Country, mpio. Tequila, *Cervantes y Castro 19* (MEXU). Michoacán: alrededores de los filtros viejos, cerca de Morelia, *A. Miranda, G. Villegas & R. Méndez 20* (MEXU). Tlaxcala: Hacienda San Francisco, cerca de Hermenegildo Galeana, mpio. Huamantla, *A. Rodríguez 669* (MEXU).

M. robusta. Durango: km 60 carr. Durango-Mazatlán, mpio. Durango, *Beetle M-7745* (MEXU). Guanajuato: 2 km al NW de La Gavia, sobre el camino a Cortazar, mpio. Cortazar, *Rzed. 40924* (SLPM). México: parte alta de la Sierra de Alcaparrosa, mpio. Tepotzotlán, *Rzed. 29939* (SLPM). Puebla: carr. San Fco. Totimehuacán a Santo Tomás Chiautla, mpio. Puebla, *S. Aguirre S-140* (MEXU). San Luis Potosí: Cerro El Chiquihuitero, cerca de Tortugas de Arriba, mpio. Santa María del Río, ***F. Tataki 1984* (UAA).** Zacatecas: 3 km al E de Maravillas, mpio. Villanueva, *Ma.C. Arteaga 722* (MEXU).

M. scoparia. Jalisco: Arroyo Agua Caliente de los baños El Encanto desviación a Pajaritos, Zapopan, *L.M. Villareal 7317* (IBUG); El Tuito, mpio. Cabo Corrientes, *M. del C. Mendoza s.n.* (IBUG). Michoacán: El Cerrito, 1.5 km E Jeráhuaro, mpio. Zinapécuaro, *M.J. Jasso 1709* (CIIDIR).

M. schreberi. Tamaulipas: La Begonia, 2 km al S de San José, mpio. San Carlos, ***Briones 1306* (SLPM).**

M. seatonii. México: alrededor de Peñas Largas, mpio. Epazoyucan, *Rzed. 38485* (CIIDIR)

M. setifolia. Coahuila: 26 mi NW of Rancho Margareta, 90 mi NW of Sabinas, mpio. Múzquiz, *Gould 10688* (TAES).

M. sinuosa. Sonora: E of Cananea, Sierra de los Ajos, mpio. Frontera, *Beetle M-7875, M-7876* (TAES).

M. speciosa. Jalisco: 4–5 km SE de Platanarillos, 11–12 km al ESE de Minatitlán, *R. Cuevas & L. Guzmán 1182* (IBUG). Sinaloa: 24.4 mi NW of Surutato, 12 mi SW of Los Hornos, mpio. Badiraguato, *Breedlove 16816* (TAES).

M. spiciformis. Chiapas: 3 mi S of La Trinitaria, mpio. La Trinitaria, *P.H. Raven 13235* (TAES). Querétaro: 2 km de Pinal de Amoles carr. a Jalpan, mpio. Pinal de Amoles, *L.G. Rincón 206* (MEXU).

M. stricta. Durango: about 3 mi E of El Salto, mpio Pueblo Nuevo, *Reeder & C. Reeder 2551* (SLPM). Jalisco: 5 km al W de Xalisco, *J. Sepúlveda 846* (MEXU); La Primavera, en la Arena, mpio. Zapopan, *R. González 87* (MEXU). Zacatecas: 24 km SE of Durango state line on hwy 49, then 3 km to NE, E of Estación Microondas Morelos, mpio. Juan Aldama, *R. Spellenberg & M. Mahrt 10725* (CIIDIR).

M. strictior. Chihuahua: Cusarare, S of Creel, mpio. Guachochi, *R.A. Bye 5191* (MEXU); Parque Nacional de Cascada Basaseachic, 1 km airline S of Cascada, mpio. Ocampo, *Torres 3777* (MEXU). Durango: about 9 mi E of El Salto, mpio. Pueblo Nuevo, ***Reeder & C. Reeder 4676* (ENCB).**

M. subaristata. Durango: km 95 carr. Durango-Mazatlán, a 5 km del Salto, mpio. Pueblo Nuevo, *Miranda 1382* (MEXU); km 109 carr. Durango-Mazatlán, mpio. Pueblo Nuevo, *Beetle M-7735* (MEXU).

M. tenella. Jalisco: Barranca El Huizichi, mpio. Tolimán, *Díaz Luna 20145* (GUADA). México: 1.75 km al NE de Nesón Nuevo, mpio. Tejupilco, *A. Ramírez 595* (MEXU). Nayarit: alrededores de Tepic, *F. Rodríguez 001* (MEXU). Veracruz: Tío Linga, mpio. Soledad de Doblado, ***A. Carrillo 236* (MEXU);** El Aguacero en el río La Venta, mpio. Ocozocuautla, *E. Martínez 22006* (MEXU).

M. tenuifolia. Aguascalientes: 2 km al E de Tepezalá, mpio. Tepezalá, *de la Cerda 3894* (UAA); Puentes Cuates, mpio. Calvillo, *de la Cerda 4394* (UAA); W de la estación de microondas, mpio. Rincón de Romos, ***O. Rosales 418* (UAA).** Guanajuato: Rancho Divino Rostro, km 21 carr. Dolores Hidalgo-San Luis Potosí, mpio. Dolores Hidalgo, *S. Rojas 174-SRV* (MEXU). Querétaro: 1 km al S de Vizarrón, mpio. Cadereyta de Montes, *Zamudio 3356* (UAA).

M. tenuísima. Jalisco: aprox. 45 km al E de El Aserradero, sobre el camino a Manuel M. Diéguez, *L.M. Villareal 5870* (IBUG). Nayarit: alrededores de Tepic, *Beetle, G. Harding y R. Guzmán M-6293* (MEXU).

M. texana. Chihuahua: 22 km al S de Humira, 21.8 km al SW de la dev. a La Bufa, mpio. Batopilas, *R. Torres 3690* (MEXU); Sierra Milpillas, 24.1 mi E of Los Tanques on road to Milpillas, mpio. Chinipas, ***Beetle, R. Alcaráz & R. Cuadra 9203* (MEXU).** Nayarit: Puente de Comatlán, mpio. La Yesca, *A. Castro 081* (MEXU).

M. torreyi. Sonora: N of Cananea, Ejido José María Morelos, *Beetle M-7866* (TAES). San Luis Potosí: Ejido Vicente Guerrero, mpio. Charcas, *H. Bravo 0003* (MEXU).

M. utilis. Chihuahua: Mesa de El Poleo, ejido El Largo, mpio.

Madera, *Blanco 08/77* (IBUG). Guanajuato: Rancho El Molino, mpio. Dolores Hidalgo, *R. Santillán 673* (MEXU). Hidalgo: Pachuca, mpio. Pachuca de Soto, *R. Guzmán 3786* (MEXU). México: 1.25 km al SE de San Diego Linares, mpio. Toluca, *A. Ramírez 497* (MEXU). San Luis Potosí: Ejido Cerrito Blanco, 10 km E Matehuala, ***A. Bolaños 203* (MEXU).**

M. vaginata. Colima: Sierra de Halo, near a lumber road leaving the Colima hwy 7 mi SSW of Tecalitlán and SE to San Isidro, *Koch, J. Villa & J. Chávez 267* (SLPM). D.F.: Caldera El Guarda, al S de Parres, deleg. Tlalpan, *A. Miranda y P. Guerrero 101* (MEXU). Durango: km 115 carr. Durango-Mazatlán, mpio. Pueblo Nuevo, *R. Rangel 410* (MEXU). Jalisco: 1–2 mi E of Tapalpa, *Santana-Michel1441* (IBUG). México: San Miguel, mpio. Temascaltepec, *E. Manrique, Jaramillo & Núñez 393* (MEXU). Sinaloa: between Mazatlán and Durango, between La Fraguita and El Madroño, Durango-Mazatlán, mpio Concordia, ***Beetle M-3718* (MEXU).**

M. versicolor. Chiapas: at Escopetazo, mpio. Ixtapa, *Breedlove & G. Davidse 53960* (SLPM). Guerrero: Amojileca, mpio. Chilpancingo, *U. González 1963* (MEXU). Puebla: carr. San Alejo-Coatepec, desv. a Reynoso, 300 m terracería adentro, mpio. Coatepec, *R. Méndez 1268* (MEXU); 14.2 km sobre la carr. a Coyomeapan, *L. Aragón 508* (MEXU). Oaxaca: Tlacolula, mpio. Tlacolula de Matamoros, *L. García 5* (MEXU); Rancho Teja, 5 km W of Ixtlán de Juárez, *B. Benz & K. Benz 694* (IBUG).

M. villiflora. Nuevo León: La Cardona, mpio. Bustamante, *R. López & A. Brito 042a* (MEXU); Ejido El Jarro, 14 km del poblado Dr. Arroyo carr. a Matehuala, *J. Garza & M. Castillo192* (MEXU). San Luis Potosí: km 195 carr. Querétaro-San Luis Potosí, mpio. Soledad de Graciano Sánchez, *M.A. Reyes 64* (MEXU). Zacatecas: Palula, mpio. Villa de Cos, *E. Manrique, Beetle & G. Harding 1285* (MEXU).

M. virescens. Guanajuato: 6 mi NE of Guanajuato, ***Reeder & C. Reeder 4750* (ENCB);** 21 km al W de Dolores Hidalgo, sobre la carr. a Guanajuato, *Rzed. 41131* (IBUG). Michoacán: 19 km al E de Queréndaro, sobre la carr. a Maravatío, mpio. Queréndaro, *Rzed. 40988* (SLPM).

M. virletii. México: Terrenos de Juchitepec, mpio. Juchitepec, *A. Ventura 818* (MEXU); Pedregal de Huisihuilango, mpio. Juchitepec, *A. Ventura 1132* (MEXU); al N de Jilotepec, mpio. Jilotepec, *V. Jaramillo, G. Villegas & A. Miranda 901* (MEXU).

M. watsoniana. Jalisco: Meza de León en el predio de La Primavera, mpio. Zapopan, ***L.M. Villareal 13196* (IBUG);** Cerro El Huiluxtle, mpio. Zapopan, *L.M. Villarreal & Pérez de la Rosa 2893B* (IBUG). San Luis Potosí: cerro near San Luis, *Schaffner 1067* (US).

M. wrightii. Baja California: Yerba Buena, mpio. Ensenada, *Moran & Thorne14236* (TAES). Chihuahua: 13 mi W of Cuahutémoc on hwy 16, mpio. Cuahutémoc, *P.M. Peterson 9586* (US).

M. xanthodas. Chiapas: 18 km al NE de Tuxtla Gutiérrez rumbo al Cañón del Sumidero, ***A.J. Zenón 0043* (MEXU).**

AGRADECIMIENTOS

Se reconoce y agradece el financiamiento recibido de la Comisión Nacional para el Uso y Manejo de la Biodiversidad (CONABIO-V024), y del Instituto Politécnico Nacional (SIP-20010344). A las autoridades del CIIDIR IPN Unidad Durango, les agradecemos el facilitar la tarea que nos permitió llevar a cabo y concluir el presente estudio. A los curadores de los herbarios consultados, se les agradece sus atenciones. Se agradecen las observaciones de 3 revisores anónimos y del Dr. Lipscomb, que ayudaron a mejorar el presente trabajo sustancialmente. En el presente reporte se vierten resultados parciales, generados durante el desarrollo del proyecto "Biosistemática del género *Muhlenbergia* de México" SIP-20010344.

REFERENCIAS

Ellis, R.P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. Bothalia 12:641–671.

Gómez S., M. y S.D. Koch. 1998. Estudio anatómico comparativo de la lámina foliar de *Eragrostis* (Poaceae: Chlorideae) de México. Acta Bot. Mex. 43:33–56.

Gómez- Sánchez, M. y K.G. Téllez-Pimienta. 2008. Anatomía foliar de algunas gramíneas alpinas y subalpinas del Eje Volcánico Transversal, México. J. Bot. Res. Inst. Texas 2:495–515.

Herrera A., Y. 1998. A revision of *Muhlenbergia montana* (Nutt.) Hitchc. complex. Brittonia Vol. 50:23–50.

Herrera A., Y. and W.F. Grant. 1994. Anatomy of the *Muhlenbergia montana* (Poaceae) complex, Amer. J. Bot. Vol. 81:1038–1044.

Herrera A., Y. y P. M. Peterson. 2006. *Muhlenbergia* (Poaceae) de Chihuahua, México. Sida, Bot. Misc., No. 29:1–109.

Hitchcock, A.S. 1951. Manual of the grasses of the United States. 2nd ed. Rev. A. Chase. U.S.D.A. Misc. Publ. no. 200.

Metcalfe, C.R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. London: Oxford University Press.

Morden, C.W. and S.L. Hatch. 1987. Anatomical study of the *Muhlenbergia repens* complex (Poaceae: Chloridoideae: Eragrostideae). Sida 12:347–359.

Peterson, P.M. 2000. Systematics of the Muhlenbergiinae (Chloridoideae: Eragrostideae). In Grasses: systematics and evolution, eds. S.W.L. Jacobs and J. Everett. CSIRO, Melburne. Pp. 195–211.

Peterson, P.M. and Y. Herrera A. 2001. A leaf blade anatomical survey of *Muhlenbergia* (Poaceae: Muhlenbergiinae). Sida 19:469–506.

Peterson, P.M. and C.R. Annable. 1991. Systematics of the annual species of *Muhlenbergia* (Poaceae: Eragrostideae). Syst. Bot. Mongr. 31:1–109.

Peterson, P.M., C.R. Annable, and C.R. Franseschi. 1989. Comparative leaf anatomy in the annual *Muhlenbergia* (Poaceae). Nordic J. Bot. 8:575–583.

Renvoize, S.A. 1981. The subfamily Arundinoideae and its position in relation to a general classification of the Gramineae. Kew Bull. 36:85–102.

Soderstrom, T.R. 1967. Taxonomic study of subgenus *Podosemum* and section *Epicampes* of *Muhlenbergia* (Gramineae). Contr. U.S. Natl. Herb. 34:75–189.

Stieber, M.T. 1982. Revision of *Ichnanthus* sect. *Ichnanthus* (Gramineae, Panicoideae). Syst.c Bot. 7:85–115.

Vieira, R.C., M.S. Gómes, L.S. Sarahyba, and C.O. Arruda. 2002. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species. Brazilian J. Biol. 62(4B):907–922.